PERTE DE DOMINANCE APICALE SUR LE PIN SYLVESTRE : SYMPTÔMES VISUELS ET MICROSCOPIQUES DE CARENCE EN BORE

MÉMOIRE DE RECHERCHE FORESTIÈRE N°144

Par

Roger Beaudoin

Québec

104-03580/

PERTE DE DOMINANCE APICALE SUR LE PIN SYLVESTRE : SYMPTÔMES VISUELS ET MICROSCOPIQUES DE CARENCE EN BORE

2004

MÉMOIRE DE RECHERCHE FORESTIÈRE N°144

Par

Roger Beaudoin, ing.f., M.Sc.

Gouvernement du Québec
Ministère des Ressources naturelles,
de la Faune et des Parcs
Direction de la recherche forestière

Mandat de la DRF

Le mandat de la Direction de la recherche forestière (DRF) au sein du ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs est de participer activement à l'amélioration de la pratique forestière au Québec en réalisant des travaux principalement de long terme et d'envergure nationale, lesquels intègrent à la fois des préoccupations de recherche fondamentale et de recherche appliquée.

Les Mémoires de recherche forestière de la DRF

Depuis 1970, chacun des Mémoires de recherche forestière de la DRF est révisé par un comité *ad hoc* formé d'au moins trois experts indépendants. Cette publication est produite et diffusée à même les budgets de recherche et de développement, comme autant d'étapes essentielles à la réalisation d'un projet ou d'une expérience. Ce document gratuit est tiré à 1 000 exemplaires. Il est également disponible dans notre site Internet en format pdf.

Vous pouvez adresser vos demandes à :

Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs
Forêt Québec, Direction de la recherche forestière
2700, rue Einstein
Sainte-Foy (Québec)
Canada G1P 3W8
Courriel : recherche.forestiere@mrnfp.gouv.qc.ca
Internet : www.mrnfp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/recherche

Note biographique

Roger Beaudoin est ingénieur forestier, diplômé de L'Université Laval depuis 1970. En 1973, ce même établissement lui décernait le titre de maître ès sciences (écologie forestière). À l'emploi de la Direction de la recherche forestière depuis 1973, il est chargé de recherche en amélioration génétique des pins. Il est aussi responsable, depuis 1985, du réseau d'arboretums du ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs ainsi que des secteurs spéciaux de R-D en amélioration génétique des arbres.

Remerciements

L'auteur désire remercier sincèrement M. Simon Barrette, technicien forestier du Service de la génétique, de la reproduction et de l'écologie, qui a procédé à la prise des données ; le ministère des Transports du Québec pour avoir autorisé l'implantation du dispositif expérimental dans les plantations de pin sylvestre ; le technicien en arts graphiques, M. Lévis Beaulieu, pour la préparation des figures ; M. Pierre Bélanger, de la Direction de la recherche forestière, M. André Deshaies de la Direction de la production des semences et des plants, M. Michel Rioux de la pépinière forestière de Saint-Modeste et M. Gaétan Daoust, du Service canadien des forêts, qui ont révisé le texte de ce mémoire (M. Bélanger a aussi réalisé son édition et sa publication) ; au personnel du Laboratoire de chimie organique et inorganique de la Direction de la recherche forestière, pour les nombreuses analyses qu'ils ont effectuées ; Mme Fabienne Colas et M. Stéphan Mercier, responsables du laboratoire de semences forestières de la Direction de la recherche forestière pour l'utilisation du microscope optique et de l'appareil photographique ; Mme Sylvie Bourassa pour la dactylographie et la mise en page. Finalement, nous tenons à remercier tous ceux et celles qui, de près ou de loin, ont contribué à la réalisation de ce travail.

Résumé

Dans le cadre de son programme sur l'amélioration génétique du pin sylvestre, le Service de la recherche forestière du ministère de l'Énergie et des Ressources de l'époque a mis en place des tests de provenances issues de l'aire de distribution de l'espèce. En 1996, dix années de croissance depuis la plantation, les meilleures provenances ont été identifiées pour leur croissance et la qualité de leur tige. Compte tenu de leur jeune âge, les arbres de toutes les provenances choisies étaient apparemment bien adaptés aux conditions climatiques de croissance des aires retenues. Cependant, au fil des ans, ils ont été affectés à des degrés divers par la perte de dominance apicale, la formation de flèches multiples, de fourches et de grosses branches et par le ralentissement de leur accroissement en hauteur. Pour expliquer ce phénomène, des données ont été recueillies sur des arbres dont l'âge, mesuré à une hauteur de 20 cm par rapport au sol, variait de quatre à treize ans pour les quatre stations à proximité de la ville de Québec. Une description détaillée de onze symptômes visuels observés sur la pousse terminale, les bourgeons et les aiguilles, ainsi que leur fréquence et leur période d'apparition nous indiquent que la cause principale de ce phénomène serait attribuable à une carence en bore dans le sol.

Ces symptômes de carence se manifestent durant la période qui s'étend entre la dernière semaine de mai et la troisième semaine de juillet. La période pour laquelle les symptômes apparents sont les plus nombreux est celle qui correspond à la fois au maximum d'accroissement de la longueur de la pousse et de l'élongation des aiguilles, soit les deux dernières semaines de juin. C'est durant cette période que les besoins en bore, indispensables à la production de la biomasse de toutes les parties de l'arbre, sont les plus importants.

Pour appuyer ces observations, des analyses foliaires et de sol ainsi qu'un examen microscopique de sections transversales d'aiguilles ont été effectués. Les analyses foliaires montrent que la concentration moyenne en bore varie, d'une station à l'autre, de 7,1 à 15,2 ppm. Ces valeurs sont inférieures à celles recommandées dans des conditions optimales de croissance (20 à 30 ppm) pour cette espèce. Les analyses de sol indiquent que la concentration en bore de chaque échantillon est très faible, elle varie de moins de 0,1 à 0,3 ppm. Dans des conditions optimales de croissance, cette concentration devrait se fixer entre 1,1 et 1,5 ppm. L'examen microscopique des aiguilles révèle un amincissement important de la paroi secondaire des cellules du sclérenchyme, la présence d'un troisième faisceau conducteur et une hypertrophie de certaines cellules du phloème. Ces phénomènes constituent les caractéristiques d'un manque de bore en période de croissance.

Des observations similaires, afférentes aux symptômes visuels de carence en bore de d'autres espèces, tels le sapin baumier et le pin blanc, sont également mentionnées dans cette étude.

Mots-clés : pin sylvestre, *Pinus sylvestris*, perte de dominance apicale, symptômes visuels et microscopiques de carence en bore, analyses foliaires et de sol.

Abstract

As part of its Scots pine tree improvement program, the Forest Research Service of the ministère de l'Énergie et des Ressources, as it was known at the time, established provenance tests within the distribution area of the species. In 1996, ten years after planting, the best provenances were identified for growth and stem quality. Given their young age, the trees of all selected provenances apparently were well adapted to the climatic growth conditions in the areas studied. However, over the years they were affected to varying degrees by the loss of apical dominance, the formation of multiple leaders, forks and large branches, and by a slowing in height growth. To explain this phenomenon, data were collected from trees that had an age, 20 cm from the soil, which varied from four to thirteen year in the four plots established near Québec City. A detailed description of eleven visual symptoms on the terminal shoot, the buds and the needles, as well as their frequency and the time of their appearance indicate that the principal cause of this phenomenon is a deficiency of boron in the soil.

These deficiency symptoms become evident during the period from the last week of May to the third week of July. The period when visual symptoms are the most numerous corresponds to when there is maximum height growth of the shoots and elongation of needles, occurring in the last two weeks of June. It is during this period that the need for boron, indispensable for the production of biomass for all parts of the tree, is highest.

To support these observations, foliar and soil analyses, as well as a microscopic examination of transverse sections of needles were carried out. The foliar analyses show that the mean concentration in boron varies, from one plot to another, from 7.1 to 15.2 ppm. These values are inferior to the recommended levels under optimal growth conditions (20 to 30 ppm) for this species. The soil analyses indicate that the concentration in boron of each sample is very low, varying from less than 0.1 to 0.3 ppm. Under optimal growth conditions, the concentration should be between 1.1 and 1.5 ppm. The microscopic needle examination revealed a considerable thinning of the secondary wall of sclerenchyme cells, the presence of a third conducting bundle and hypertrophy of some phloem cells. These phenomena are common characteristics of boron deficiency during the growing period.

Similar observations pertaining to visual boron deficiency symptoms in other species, such as balsam fir and white pine, are also mentioned in this study.

Key words: Scots pine, Pinus sylvestris, *loss of apical dominance, visual and microscopic symptoms of boron deficiency.*

Table des matières

PAGE

Remerciements iii

Résumé v

Abstract vi

Liste des tableaux ix

Liste des figures xi

Introduction 1

CHAPITRE PREMIER - MATÉRIEL ET MÉTHODES 3

1.1 Observations préliminaires 3
1.2 Analyses foliaires 3
1.3 Analyses de sols 3
1.4 Examen microscopique des aiguilles 3
1.5 Dispositif expérimental 3

CHAPITRE DEUX - RÉSULTATS ET DISCUSSION 5

2.1 Symptômes visuels de carence en bore 5
2.1.1 Importance du phénomène et variation entre les arbres 5
2.1.2 Période de formation 7
2.1.3 Symptômes visuels sur la pousse 11
2.1.3.1 Les gerçures de l'écorce 11
2.1.3.2 Les courbures 12
2.1.3.3 Les renflements de la pousse avec ou sans éclatement de l'écorce et nécrose des tissus 13
2.1.3.4 La mortalité partielle ou totale 19
2.1.3.5 Faciation de la pousse terminale 20
2.1.4 Symptômes visuels sur les bourgeons 21
2.1.4.1 La mortalité 21
2.1.4.2 La prolifération de bourgeons adventifs 23
2.1.4.3 L'asymétrie 26
2.1.5 Symptômes visuels sur les aiguilles 26
2.1.5.1 Les aiguilles recroquevillées 26
2.1.5.2 Les aiguilles courtes 27
2.1.5.3 Plus de deux aiguilles par faisceau 28

PAGE

2.2 Symptômes microscopiques de carence en bore dans les aiguilles 30
2.2.1 L'amincissement de la paroi secondaire des cellules du sclérenchyme et la formation de trouées 30
2.2.2 La présence de plus de deux faisceaux conducteurs 31
2.2.3 Le gonflement des cellules du phloème 31
2.3 Analyses foliaires 32
2.4 Analyses de sol 34

Conclusion 39

Références bibliographiques 41

Liste des tableaux

PAGE

Tableau 1 Importance des symptômes visuels de carence en bore (pourcentage d'arbres présentant le symptôme) sur chaque site et sur l'ensemble des sites 29

Tableau 2 Concentration moyenne en éléments nutritifs des tissus foliaires de pin sylvestre sur quatre sites 33

Tableau 3 Relation entre la concentration moyenne en Al et celle en Mg, Ca et P d'aiguilles de pin sylvestre de l'année courante sur le site de Cleveland 34

Tableau 4 Texture, pH et concentration des éléments nutritifs du sol sur différents sites 36

Liste des figures

		PAGE
Figure 1	Variation de la forme et de la croissance d'arbres de pin sylvestre atteints par une carence en bore du sol sur le site de Laurier	6
Figure 2	Accroissement en longueur de la pousse terminale du pin sylvestre dont l'âge moyen des arbres est de 8 ans	8
Figure 3	Accroissement de la longueur des aiguilles situées sur la pousse terminale du pin sylvestre dont l'âge moyen des arbres est de 8 ans	9
Figure 4	Pourcentage du bore total utilisé annuellement par l'arbre pour la formation des différentes parties de sa biomasse	10
Figure 5	Période d'apparition des symptômes visuels de carence en bore sur le pin sylvestre en fonction de l'accroissement en longueur de la pousse et des aiguilles	11
Figure 6	Différents stades de formation des gerçures de l'écorce	12
Figure 7	Courbure à différents stades de formation sur la pousse terminale du pin sylvestre	13
Figure 8	Apparence extérieure du renflement de la pousse avec l'éclatement de l'écorce	14
Figure 9	Coupe longitudinale de la pousse montrant son renflement, l'éclatement de l'écorce, la nécrose de la moelle et la formation d'une caverne (x 6)	15
Figure 10	Nécrose du phloème secondaire et absence de formation du xylème secondaire (x 6)	16
Figure 11	Nécrose du phloème secondaire et amincissement du xylème secondaire (x 6)	17
Figure 12	Nécrose du phloème secondaire et de la moelle, le xylème secondaire se développe normalement	17
Figure 13	Nécroses ponctuelles dans les tissus de la pousse (x 6)	18
Figure 14	Formation de xylème secondaire en forme de sphère dans le phloème secondaire (x 6)	19
Figure 15	Mortalité partielle de la pousse terminale	20
Figure 16	Différentes formes de faciation de la pousse terminale	22

PAGE

Figure 17 Coupe longitudinale du bourgeon terminal montrant les dégâts causés par le pique-bouton du pin 23

Figure 18 Pique-bouton du pin vers la fin de son stade larvaire 23

Figure 19 Nécrose et mortalité du bourgeon terminal causées par une carence en bore 23

Figure 20 Coupe longitudinale du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux atteints par des nécroses attribuables à une carence en bore 24

Figure 21 Formation de bourgeons adventifs sur la pousse de l'année précédente 25

Figure 22 Forme phénotypique buissonnante de l'extrémité de la pousse terminale de l'année courante 25

Figure 23 Formation de bourgeons adventifs à l'extrémité de la pousse terminale de l'année courante 25

Figure 24 Variation de l'angle d'insertion, de la dimension et de la disposition des bourgeons à l'extrémité de la pousse terminale 26

Figure 25 Aiguilles recroquevillées à différents stades de leur développement 27

Figure 26 Variation de la longueur des aiguilles sur la pousse terminale 28

Figure 27 Variation du nombre d'aiguilles par faisceau 30

Figure 28 Section transversale d'une aiguille de pin sylvestre (x 100) 30

Figure 29 Variation de l'épaisseur de la paroi secondaire des cellules du sclérenchyme d'aiguilles de pin sylvestre (x 250) 31

Figure 30 Présence de plus de deux faisceaux conducteurs dans les aiguilles de pin sylvestre (x 100) 32

Figure 31 Le gonflement des cellules du phloème dans une aiguille de pin sylvestre (x 250) 32

Figure 32 Concentration moyenne en bore des tissus foliaires de pin sylvestre sur quatre sites 35

Figure 33 Concentration moyenne en bore du sol sur quatre sites 37

Introduction

Le pin sylvestre est une espèce introduite utilisée depuis plusieurs années dans le reboisement sur les terres publiques et privées au Québec. De 1964 à 2003, un total de 19,8 millions de plants a été mis en terre. Des observations menées depuis 1977 par BERTRAND, BOLGHARI et PREGENT dans plusieurs de ces plantations montrent que beaucoup d'arbres ont une mauvaise forme qui limite grandement leur croissance et leur utilisation.

Encore aujourd'hui, les aménagistes forestiers accusent la provenance d'être la cause principale de la mauvaise forme des arbres. En 1983, dans le but de résoudre ce problème, des tests de provenances, comprenant au total 63 provenances de l'aire de distribution de l'espèce, ont donc été mis en place. Quelques années après la plantation, la cime des arbres des meilleures provenances dépassait la hauteur maximum annuelle de la couche de neige au sol et aucun dégât de gel apparent des bourgeons et des pousses n'était observé.

Les tests de provenances montrent que cette espèce a une variabilité génétique importante pour des caractères de croissance et de rusticité (BEAUDOIN 1996). Plusieurs provenances, bien adaptées aux conditions pédoclimatiques de toutes les régions écologiques du Québec méridional, présentent un potentiel intéressant pour la production de matière ligneuse. Sur les meilleurs sites à la dixième année depuis la plantation, les plus beaux arbres des meilleures provenances ont une hauteur supérieure à 6 m et leur tige est rectiligne.

Le Québec peut bénéficier de plusieurs sources de semences améliorées génétiquement pour le reboisement du pin sylvestre ; les principales sont celles issues des tests de provenances éclaircis, celles du verger clonal du canton Cleveland et celles du verger clonal de Groenendaal (Belgique). Les efforts déployés jusqu'à maintenant pour mettre en place et évaluer ces sources n'auront pas porté fruit pleinement si la forme et la croissance des arbres ne sont pas améliorées. Une des conséquences de ce problème est que les reboiseurs se sont désintéressés du pin sylvestre, car depuis 1998, il ne se fait plus de reboisement de cette espèce au Québec.

De par leur croissance, toutes ces provenances semblaient bien adaptées à leur site de plantation. Pourtant au fil des ans, elles ont été affectées par la perte de leur dominance apicale, la formation de flèches multiples, de fourches et de grosses branches et par un ralentissement de leur croissance (BEAUDOIN 1996). Nous avons conclu qu'un phénomène autre que la provenance était en cause. Pour mieux le comprendre, nous avons effectué des observations visuelles plus rigoureuses des arbres atteints de même que des analyses foliaires et de sol. Nous avons examiné plusieurs facteurs (insectes, animaux, maladies, virus, etc.) susceptibles de causer des dégâts aux arbres, similaires à ceux mentionnés dans cette étude. À la lumière des observations préliminaires, la cause la plus plausible des dégâts observés est une carence du bore dans le sol. Le bore est un élément nutritif essentiel au bon fonctionnement du métabolisme des végétaux. Une petite quantité suffit pour leur assurer une croissance normale mais une carence peut leur causer des désordres physiologiques importants comme ceux décrits dans cette étude.

Des carences en bore dans les arbres ont été rapportées à maints endroits dans le monde, en particulier dans les plantations de plusieurs espèces résineuses et feuillues (STONE 1990). En Scandinavie, des analyses foliaires effectuées sur le pin sylvestre par SILFVERBERG (1979), KOLARI (1979, 1983), RAITO (1979, 1983), BRAEKKE (1983), KURKELA (1983) montrent qu'une carence de bore a nui au développement des tissus de plusieurs parties de l'arbre et, par conséquent, à leur forme et à leur croissance.

Au Canada, des symptômes de carence ont été observés en Colombie-Britannique sur le sapin de Douglas (CARTER *et al.* 1984), la pruche de l'ouest et le sapin argenté du Pacifique (CARTER *et al.* 1986) et sur le pin lodgepole (CARTER et BROCKLEY 1990) ; au Nouveau-Brunswick sur l'épinette noire (WHITE et KRAUSE 2001). Au Québec, la majorité des études sur la carence du bore ont été faites avec des végétaux utilisés en agriculture (TRAN *et al.* 1995). Sur les arbres forestiers, seule l'étude de BERNIER et BRAZEAU (1988) rapporte une carence du bore pour la régénération naturelle de l'érable à sucre et de l'érable rouge en croissance, du vaste territoire de la forêt feuillue des Appalaches et des Basses-Terres du Saint-Laurent.

L'objectif principal de la présente étude est d'identifier la cause la plus probable de la mauvaise forme des arbres du pin sylvestre en faisant appel à la description détaillée des symptômes visuels et microscopiques de carence en bore de même qu'aux résultats des analyses foliaires et de sol. Les résultats de ces recherches permettront d'améliorer sensiblement la croissance et la forme des arbres de cette espèce et, par voie de conséquence, revaloriser son utilisation pour le reboisement.

Chapitre premier

Matériel et méthodes

1.1 Observations préliminaires

Puisque les causes des dégâts observés peuvent être multiples (insectes, maladies, virus, etc.), des observations préliminaires des pousses, des bourgeons et des aiguilles ont été faites, de façon périodique en 1999, sur plusieurs arbres d'un test de provenances établi en 1983 à l'arboretum de Lotbinière, à environ 50 km à l'ouest de Québec. Cette approche nous a permis de mieux planifier l'étude entreprise. Ainsi sur les arbres bien adaptés aux conditions climatiques de croissance du site, les parties atteintes ont été prélevées, puis examinées minutieusement en laboratoire. Les résultats de ces observations ont permis de faire un rapprochement avec ceux d'autres études du même sujet et d'émettre l'hypothèse d'une carence en bore du sol.

1.2 Analyses foliaires

À la fin de mars 1999, des aiguilles ont été récoltées sur douze arbres à chacun des sites suivants : le test de provenances établi à l'arboretum de Lotbinière, le verger clonal du canton Cleveland réalisé en 1989 et dans deux autres plantations, âgées respectivement de 9 et 15 ans, situées sur des terres privées près de Québec (Saint-Apollinaire et Saint-Jean-Chrysostome). Des aiguilles ont été prélevées selon les recommandations faites par Will (1986), soit celles de second ordre formées durant la dernière année de croissance et situées dans le tiers supérieur de l'arbre.

L'analyse foliaire comprend les macroéléments (N, P, K, Ca, Mg et S), les microéléments (Mn, Cu, Zn, Fe, Mo, B, Al, Na et Co) et certains métaux lourds (Cd, Cr, Hg et Pb). Pour déterminer la concentration en azote total, la minéralisation des tissus a été effectuée avec l'acide sulfurique en présence de sélénium selon la méthode Kjeldhal ; le dosage a été effectué par colorimétrie. Pour les métaux, la digestion de l'échantillon a été faite avec un mélange d'acide chlorhydrique (HCl) et d'acide nitrique (HNO_3) selon la méthode EPA3050A. Les métaux sont dosés par spectrométrie d'émission atomique au plasma. Afin d'éviter la contamination par le verre, la digestion des échantillons s'effectue dans des contenants en téflon ou en polypropylène. Le volume final a été réduit à 50 ml de façon à concentrer les éléments d'intérêt et ainsi accroître la sensibilité de certains éléments pour de très petites concentrations. La limite de détection ainsi obtenue pour le bore est inférieure à 2 ppm.

1.3 Analyses de sols

Des prélèvements de sols ont été faits, en octobre 1999, sur les mêmes sites que ceux choisis pour l'échantillonnage foliaire et en juin 2000 sur les quatre sites du dispositif expérimental décrit ci-après. Les échantillons, au nombre de 34, sont composés d'un mélange de sols pris à une profondeur de 5 à 20 cm de la surface. La concentration en bore a été déterminée à l'aide de la méthode Mehlich-3. La limite de détection obtenue est inférieure à 0,1 ppm. Pour trois échantillons, la concentration en bore extrait par Mehlich-3 a été comparée à celle obtenue par la méthode à l'eau chaude.

1.4 Examen microscopique des aiguilles

En décembre 2000, des coupes transversales ont été pratiquées sur des aiguilles adultes prélevées sur la pousse terminale d'arbres qui montraient des symptômes visuels de carence en bore et sur celles d'arbres sains plus jeunes. Les coupes ont été exécutées à main levée à l'aide d'une lame de rasoir. Les sections ont été trempées durant une minute dans une solution colorante, diluée à 90 % avec de l'eau distillée, puis asséchées légèrement avant d'être fixées sur une lame de verre pour l'examen au microscope optique (x 100 et x 250). La solution colorante est composée de 1 % de toluidine bleue 0 dans 1 % de borate de sodium aqueux (Clark 1973). La figure 31 constitue une reproduction fidèle de l'image primitive en dépit du manque d'équipement pour effectuer les coupes avec précision (microtome).

1.5 Dispositif expérimental

Comme la perte de dominance apicale sur le pin sylvestre n'est pas liée à la provenance (Beaudoin 1996), pour faciliter les observations, nous avons décidé d'établir le dispositif expérimental le plus près possible de notre lieu

habituel de travail, de choisir des arbres moins âgés et de hauteur moindre que ceux des tests de provenances établis en 1983. La régénération de pin sylvestre issue de plantations réalisées le long de l'autoroute Jean-Lesage par le ministère des Transports du Québec correspondait à nos exigences. Au début de mai 2000, nous avons donc choisi au hasard 25, 25, 30 et 11 arbres dans la bretelle de l'échangeur, respectivement aux sorties 278, 296, 314 et 330 près de Québec.

Les arbres, âgés de 4 à 13 ans mesurés à une hauteur de 20 cm par rapport au sol, ont été choisis suffisamment éloignés des voies de circulation pour être exempts des dégâts causés par les embruns salins ; le pin sylvestre est une espèce qualifiée de peu tolérante aux embruns de sel de déglaçage (BEAUDOIN 1992). Leur hauteur totale varie de 85 à 305 cm, la moyenne est de 186 cm.

La longueur de la pousse terminale de l'année précédente a été mesurée. Les symptômes visuels de carence en bore observés sur cette pousse ont été décrits et leur localisation a été faite en prenant comme niveau de référence le début de la pousse. Les mêmes données ainsi que celle de la longueur des aiguilles ont été prises de façon systématique sur la pousse de l'année courante à chaque semaine durant la période qui s'étend de mai à août. Les strobiles mâles et femelles et les conelets ont été dénombrés sur chaque arbre. Le matériel examiné en laboratoire, lequel avait servi à faire la description détaillée des symptômes visuels de carence en bore, a été prélevé sur d'autres arbres de même âge et sur les mêmes sites que ceux faisant partie du dispositif.

Chapitre deux

Résultats et discussion

2.1 Symptômes visuels de carence en bore

Les symptômes visuels sont des indices très importants pour diagnostiquer une carence en éléments minéraux. Ce sont souvent les premières manifestations apparentes d'un déséquilibre nutritif. Celles-ci nous amènent à entreprendre d'autres investigations telles les analyses du feuillage, du sol et l'examen microscopique des tissus afin de confirmer davantage le diagnostic posé et d'apporter les correctifs appropriés.

L'apparition des premiers symptômes peut débuter vers l'âge de 4 ans après la plantation. Ces symptômes se localisent généralement sur la pousse terminale de la tige principale. Au fil des ans, sur les arbres les plus atteints, ils peuvent se manifester sur la pousse terminale des fourches et sur celle de branches fastigiées d'un diamètre plus important et généralement situées dans le tiers supérieur de l'arbre. Les symptômes visuels décrits dans cette étude sont au nombre de onze. Sur le même arbre et durant la même saison de croissance, plusieurs de ces symptômes peuvent être présents sur la pousse, les aiguilles et les bourgeons.

2.1.1 Importance du phénomène et variation entre les arbres

Les tests de provenances pandomaniales sur le pin sylvestre, établis en 1983 dans tout le Québec par le Service de l'amélioration des arbres du ministère des Ressources naturelles de l'époque, nous ont permis de valider en 1999 et 2000 les résultats obtenus antérieurement (Beaudoin 1996), à savoir que les symptômes visuels de carence en bore sont présents sur tous les arbres de toutes les provenances de l'ensemble des douze sites d'expérimentation.

La majorité des symptômes visuels décrits dans cette étude ont été observés également sur d'autres espèces résineuses poussant en régénération naturelle ou en plantation sur quelques sites au Québec. Les résultats sommaires des observations faites sur le sapin baumier et le pin blanc sont présentés dans cette étude. D'autres observations seront effectuées dans un territoire plus vaste et sur plusieurs espèces indigènes et introduites afin de montrer l'étendue du phénomène et son importance sur la croissance des arbres et la qualité de leur tige.

Comparé à d'autres espèces, le pin sylvestre semble plus sensible à une carence en bore dans le sol ; le nombre de symptômes visuels de carence est plus élevé et leur développement est plus avancé. Par conséquent, c'est sur cette espèce que la croissance des arbres et la qualité de leur tige sont les plus affectées.

Sur un même site, les arbres sont atteints à des degrés divers. Pour mieux démontrer ce phénomène, nous avons choisi le site de Laurier (sortie 296). L'arbre à la figure 1a est peu affecté par une carence en bore du sol. Après 9 ans de croissance, sa hauteur est de 5,4 m et la longueur de la pousse terminale de chacune des cinq dernières années varie de 64 à 80 cm ; la branchaison est peu dense et fine. Généralement à cette hauteur, les déformations sont beaucoup plus importantes. Depuis quelques années, seules de légères courbures se sont manifestées sur la tige ; ce sont les premiers symptômes visuels d'une carence en bore. Après avoir évolué lentement pendant toutes ces années, les dommages se sont aggravés davantage à la suite de la formation d'une perte de dominance apicale partielle sur la pousse terminale de l'année 2000. Cette perte de dominance partielle se reflète par un accroissement moindre de la pousse terminale par rapport à celui de la pousse annuelle issue d'un bourgeon latéral (Figure 1a). En 2001, une correction s'est effectuée et la dominance de la pousse terminale s'est de nouveau manifestée laissant une déformation peu apparente sur l'arbre. L'arbre à la figure 1b est du même âge que celui à la figure 1a ; sa hauteur est de 2 m. Sa forme rabougrie indique que la perte de dominance apicale l'a affecté très tôt et pendant plusieurs années successives. Plusieurs symptômes visuels de carence en bore sont présents sur les branches, les aiguilles et les bourgeons situées dans la moitié supérieure de sa cime. La formation de fourches, de flèches multiples et de grosses branches est apparente.

Un contraste aussi évident entre ces deux arbres, espacés seulement d'environ 30 m l'un de l'autre, peut s'expliquer difficilement si l'on tient compte uniquement de leurs conditions de croissance apparemment semblables sur ce site. Les propriétés physico-chimiques du sol de chaque microsite jouent un rôle important dans la capacité d'absorption des éléments nutritifs par le système racinaire. Les résultats des analyses du sol prélevé près de chacun des arbres, confirment que leur texture, leur pH et leur concentration en éléments nutritifs, y compris celle du bore (0,2 mg kg^{-1}) sont semblables. Ceci nous porte à croire à l'existence possible d'une variabilité génétique, laquelle les rend plus ou moins vulnérable à une carence en bore dans le sol. D'ailleurs, il a été démontré que cette variabilité existe pour certains végétaux utilisés en agriculture tels la tomate et le maïs : elle est contrôlée par un gène récessif unique (TISDALE *et al.* 1985). Les observations faites sur le site de Laurier sont intéressantes ; des variations semblables ont été remarquées entre les clones du verger de pin sylvestre du canton Cleveland. Une expérimentation pour évaluer la sensibilité des arbres à une carence du bore dans le sol pourrait être entreprise, en milieu contrôlé, afin de quantifier de façon plus précise la part du facteur génétique.

1a. Arbre peu affecté

1b. Arbre très affecté

Figure 1

Variation de la forme et de la croissance d'arbres de pin sylvestre atteints par une carence en bore du sol sur le site de Laurier. T = pousse issue du bourgeon terminal et L = pousse issue d'un bourgeon latéral.

2.1.2 Période de formation

Avec le réchauffement de la température de l'air et du sol, l'activité biologique de l'arbre s'accroît. Pour se développer, les tissus des différentes parties de l'arbre ont besoin de l'eau et des éléments nutritifs absorbés par le système racinaire, des assimilats produits dans les aiguilles par la photosynthèse et des substances de réserve emmagasinées dans les tissus plus âgés.

Le pourcentage de bore utilisé annuellement par les différentes parties de la biomasse de l'arbre a été évalué afin de faire le lien entre la période d'apparition des symptômes visuels de la carence et les besoins en bore durant la période de formation des tissus à l'étude. Cette évaluation porte sur les parties suivantes de l'arbre : 1) la production de strobiles mâles et femelles, de conelets et de cônes ; 2) la production du bois et de l'écorce dans la tige, les branches et les racines et 3) la production des aiguilles. Puisque nous n'avons fait aucune étude d'arbres, nous avons évalué le pourcentage de bore utilisé par chacune des parties de l'arbre. En se servant des résultats des travaux de HELMISAARI (1992), nous avons évalué l'accroissement annuel moyen de la biomasse pour ces différentes parties de l'arbre et leur concentration en bore en se servant des résultats obtenus de BRAEKKE et HALAND (1995). À ce moment-là, l'âge moyen des arbres était de 14 ans, soit un peu plus élevé que celui de notre étude.

La formation de strobiles mâles et femelles se produit durant la période du mois de mai. Leur maturité a lieu de la fin mai au début de juin sur les sites étudiés. Les conelets, strobiles femelles pollinisés l'année précédente, se développent en juin et juillet de l'année courante et les cônes atteignent leur maturité à l'automne. Les observations menées au printemps 2000, sur les arbres des quatre sites d'expérimentation, montrent que l'abondance de la fructification varie de façon significative d'un arbre à l'autre. Le nombre moyen de strobiles mâles, femelles et de conelets par arbre est de 72, 95 et 22 respectivement.

Le pourcentage du bore total utilisé annuellement par l'arbre pour la fructification est, selon l'évaluation faite précédemment, relativement faible, de 2% environ. La fréquence des symptômes visuels de carence en bore ne semble pas liée de façon significative à l'abondance de la fructification.

L'accroissement en longueur de la pousse terminale a été mesuré afin d'évaluer indirectement, au fil des jours, l'importance des besoins en bore pour la production de bois et d'écorce dans tout l'arbre. Sur les sites de l'étude et pour la saison concernée, cet accroissement débute vers la deuxième semaine de mai. On remarque tout d'abord une période de faible accroissement qui peut s'échelonner jusque vers le 17 mai. Par la suite, il y a une augmentation graduelle et soutenue de la croissance jusque vers le 28 mai. Durant la période du 28 mai au 28 juin, l'accroissement est optimal (Figure 2) ; il est en moyenne de 1,3 cm par jour. Pour certains arbres, l'accroissement journalier mesuré durant cette période est supérieur à 2 cm par jour. Du 28 juin jusque vers le 5 juillet, l'accroissement diminue de façon progressive et soutenue. À la fin de cette période, la longueur de la pousse terminale a atteint 98% de sa longueur annuelle totale. L'accroissement se termine vers la mi-août avec l'élongation du bourgeon terminal. Sur l'ensemble des quatre sites, la longueur moyenne de la pousse terminale est de 56,8 cm (éc. t. = 12 cm).

Soixante et onze pour cent de l'accroissement annuel total de la biomasse est constitué du bois et de l'écorce provenant de la tige, des branches et des racines. Pour cette partie de la biomasse, la quantité de bore utilisée a été estimée à 46% de la quantité totale utilisée annuellement par l'arbre.

L'accroissement en longueur des aiguilles débute vers la mi-mai. Il se fait lentement durant la première semaine. À la fin de mai, seules les aiguilles situées dans le tiers inférieur de la pousse sont entièrement libérées de leur gaine protectrice ; leur longueur moyenne est de 3,4 mm. La longueur des aiguilles augmente progressivement à mesure que la pousse s'allonge. Durant la période du 28 juin au 17 juillet, l'accroissement est optimal (Figure 3). À la fin de cette période, les aiguilles ont atteint 85% de leur longueur totale. Par la suite, l'accroissement ralentit progressivement pour se terminer vers la deuxième semaine du mois d'août. Sur l'ensemble des sites, la longueur moyenne des aiguilles est de 66 mm (éc. t. = 12 mm).

Les aiguilles formées durant la saison de croissance de l'année courante comptent pour 27% de l'accroissement annuel total de la biomasse de l'arbre. La concentration moyenne en bore de ces aiguilles a été évaluée selon l'étude de FINÉR (1992) puisque celle rapportée par BRAEKKE et HALAND (1995) était surestimée à cause d'une contamination de l'échantillon. En se servant de ces données, la quantité de bore utilisée pour la formation des aiguilles a été évaluée à 52% de la quantité totale utilisée annuellement par l'arbre (Figure 4).

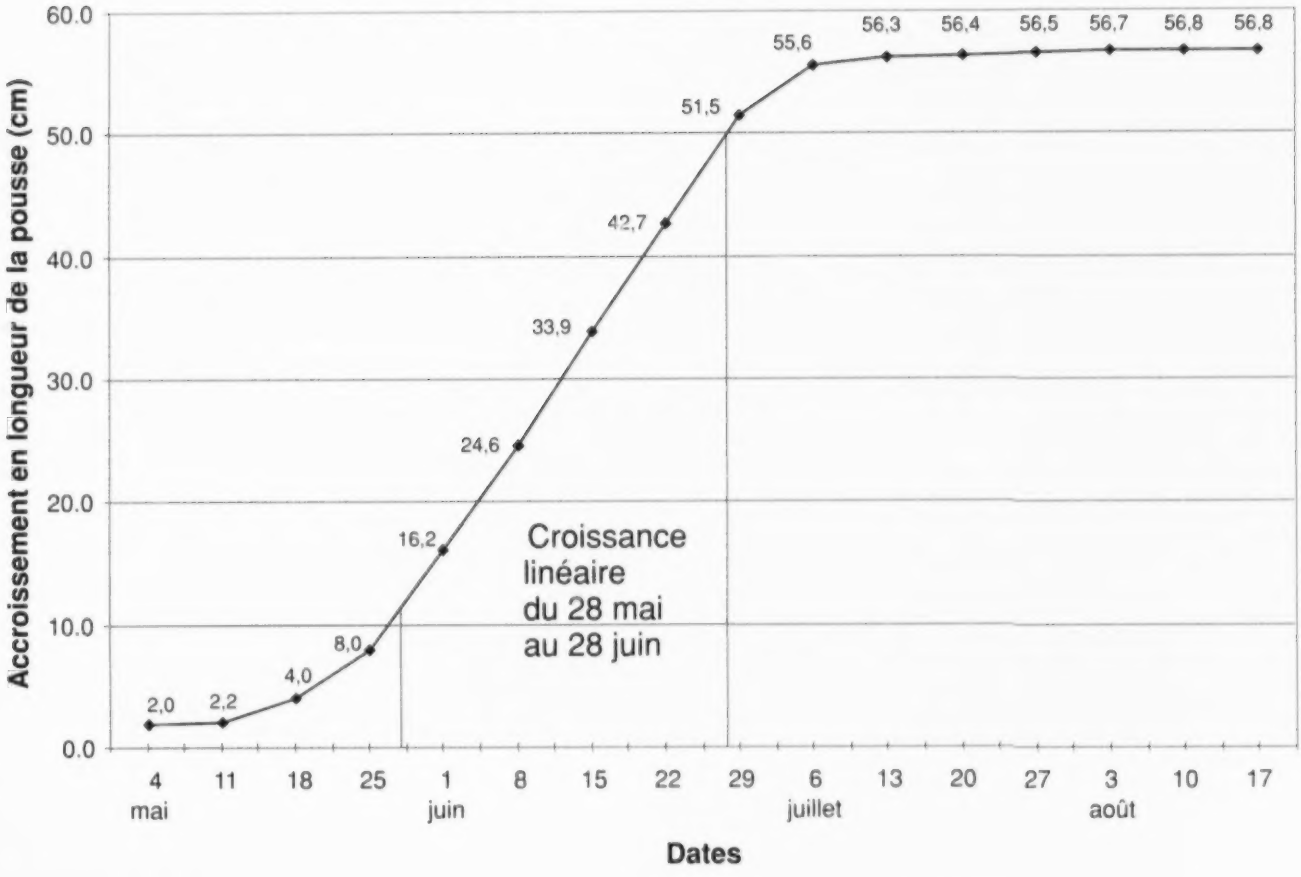


Figure 2

Accroissement en longueur de la pousse terminale du pin sylvestre dont l'âge moyen des arbres est de 8 ans.

Tous les symptômes visuels de carence en bore se produisent durant la période qui s'étend entre la dernière semaine de mai et la troisième semaine de juillet. La fréquence d'apparition des symptômes visuels de carence en bore sur la pousse, les bourgeons et les aiguilles, varie de façon significative au cours de la saison de croissance de l'année courante. Cette fréquence est plus élevée durant la période comprise entre la mi-juin et le début du mois de juillet. Cette période coïncide avec celle où les besoins en bore sont les plus importants, car l'effet cumulatif de l'accroissement des pousses et des aiguilles atteint son maximum (Figure 5).

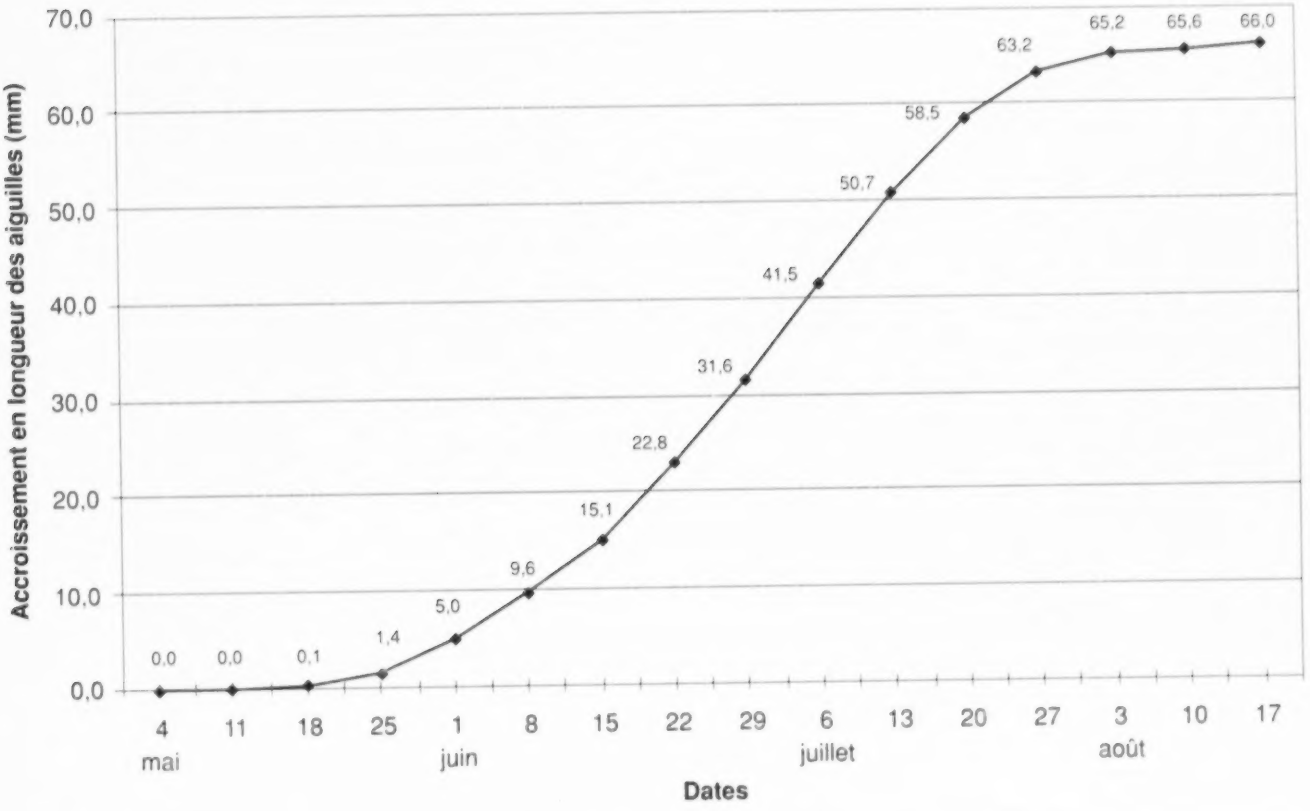


Figure 3

Accroissement de la longueur des aiguilles de la pousse terminale du pin sylvestre dont l'âge moyen des arbres est de 8 ans.

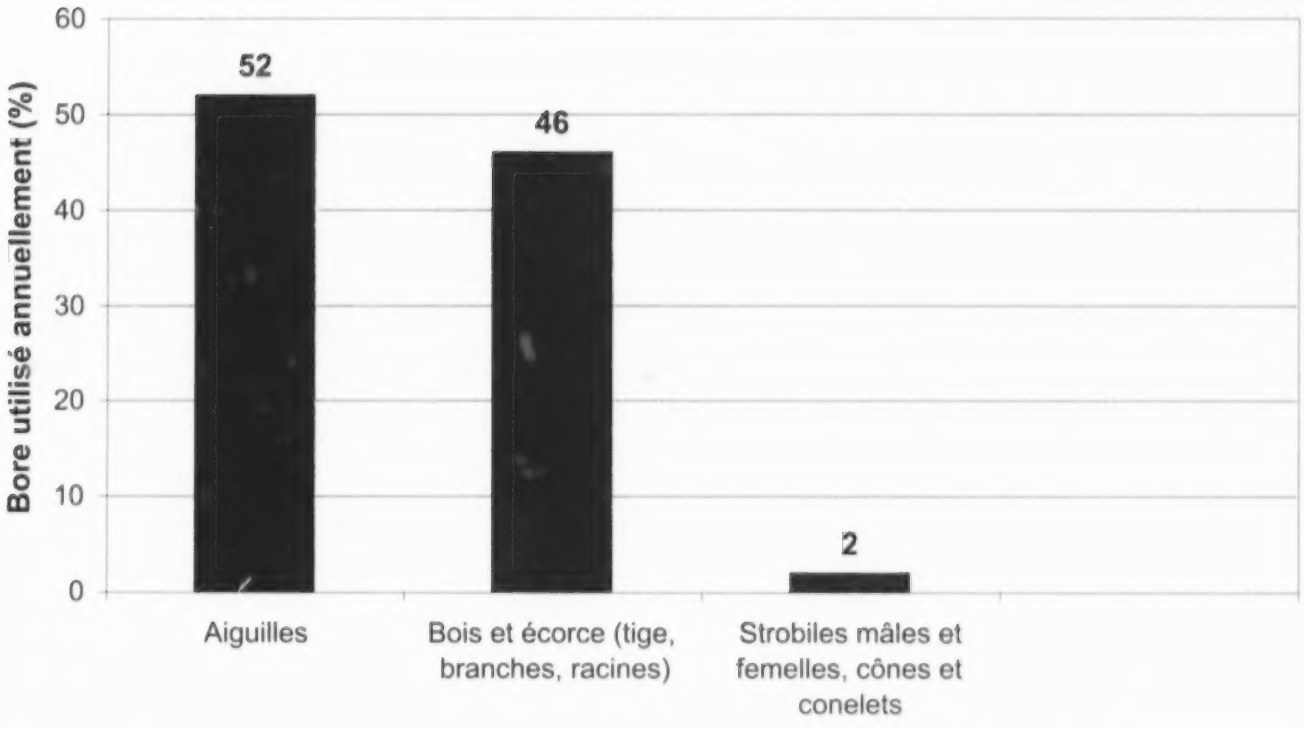


Figure 4

Pourcentage du bore total utilisé annuellement par l'arbre pour la formation des différentes parties de sa biomasse.

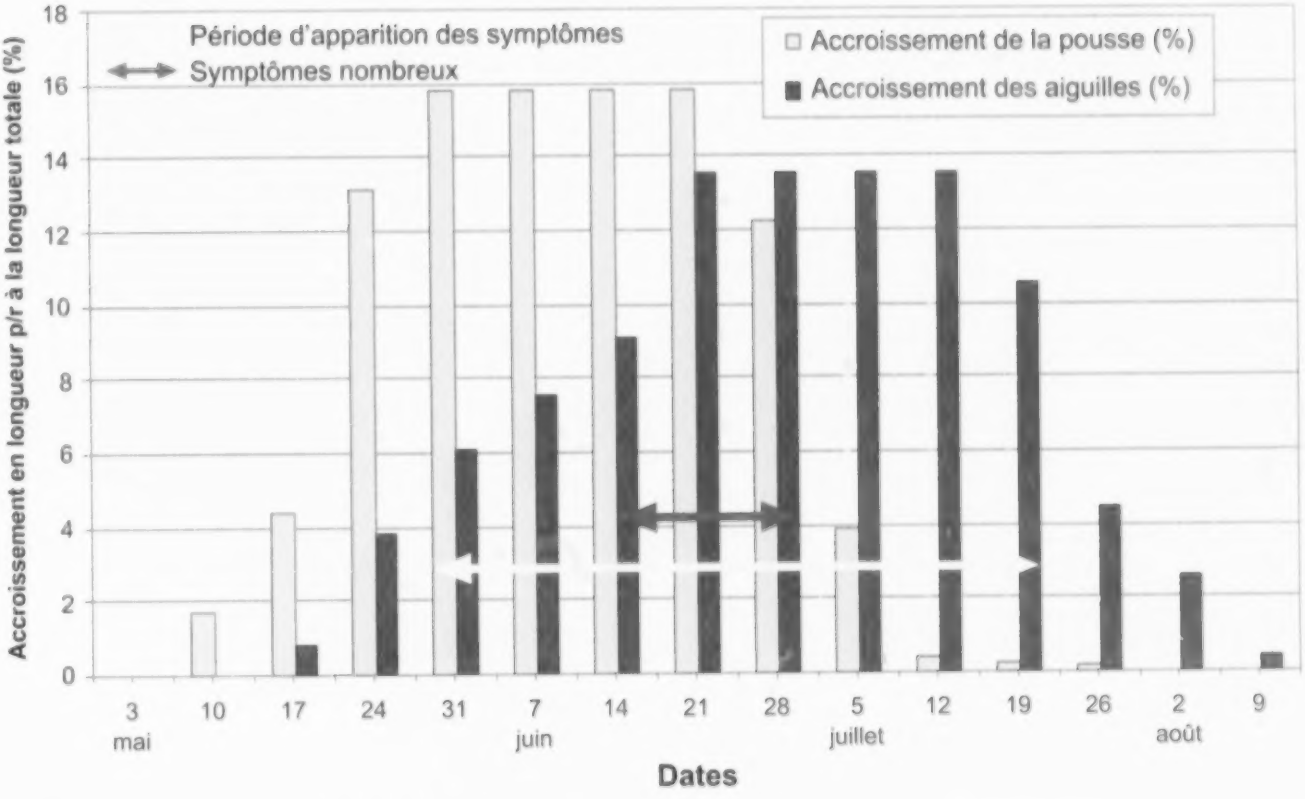


Figure 5

Période d'apparition des symptômes visuels de carence en bore sur le pin sylvestre en fonction de l'accroissement en longueur de la pousse et des aiguilles.

2.1.3 Symptômes visuels sur la pousse

2.1.3.1 Les gerçures de l'écorce

Parmi les symptômes visuels de carence en bore, les gerçures sont l'un des premiers à se manifester, au fil des ans, sur la pousse terminale. En général, elles commencent à apparaître sur certains arbres à la quatrième année depuis leur plantation. Les gerçures sont également un des premiers symptômes à devenir visibles au début de la saison de croissance. Les observations menées sur les quatre sites expérimentaux montrent que la formation des gerçures débute à la fin de mai ; à ce moment-là, quelques arbres seulement sont affectés (2 % en 2000). Durant les deux dernières semaines de juin, le nombre d'arbres atteints augmente rapidement. La formation des gerçures se termine vers la troisième semaine de juillet. Ce symptôme de carence en bore est l'un des plus fréquents que nous ayons observé sur le pin sylvestre. Sur la pousse terminale de l'année 2000, il était présent sur 67 % des arbres. Sur les pousses âgées de 3 ans et plus, les gerçures ne sont plus apparentes.

Les gerçures sont placées transversalement à la pousse et, au début de leur formation, elles mesurent à peine 1 à 2 mm de longueur et sont presque transparentes (Figure 6a). À l'automne, leur apparence est très variable, leur coloration est beige ou grisâtre. Elles peuvent être superficielles et à peine perceptibles à l'œil nu. Au contraire,

dans quelques cas observés, elles peuvent mesurer jusqu'à 8 mm de longueur et pénétrer jusqu'aux deux tiers de l'épaisseur de l'écorce sans toutefois atteindre le cambium (Figure 6b). Les gerçures peuvent être présentes sur une partie de la pousse ou sur la pousse entière.

KOLARI (1979) rapporte que les gerçures de l'écorce observées sur le pin sylvestre indiquent un symptôme visuel de carence en bore. Des gerçures, causées par une carence en bore, ont été observées également sur des végétaux utilisés en production agricole tels le céleri (BOULD *et al.* 1983) et le chou-rave (BERGMANN 1992). Des observations sommaires, effectuées de 1999 à 2001 sur quelques sites près de Québec, indiquent que des gerçures de l'écorce, similaires à celles décrites sur le pin sylvestre, sont présentes sur d'autres espèces forestières tels le sapin baumier et le pin blanc.

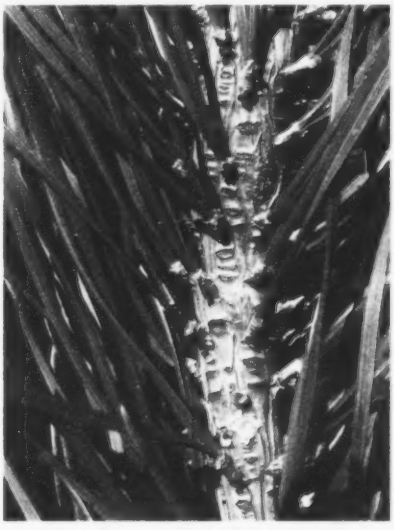
Selon SHORROCKS (1997), la formation de ces gerçures est causée par une altération dans le développement des parois cellulaires. Les premières conséquences d'une carence en bore se manifestent par des changements dans la composition chimique et l'ultrastructure des parois cellulaires ; ces changements provoquent des modifications morphologiques et physiologiques importantes de la paroi cellulaire (MARSCHNER 1995). L'épaisseur des parois cellulaires des tissus déficients est beaucoup plus élevée. Dans ces conditions, l'accroissement du diamètre de la pousse peut induire la formation de gerçures (MARSCHNER 1995).

2.1.3.2 Les courbures

Ce symptôme, facilement détectable, commence à apparaître vers l'âge de 5 ans depuis la plantation. La formation des courbures débute autour de la première semaine de juin et se termine vers la première semaine de juillet (Figure 7). Ce symptôme est assez fréquent dans les plantations d'âge juvénile. Les observations faites en 2000 montrent que sur 55 % des arbres, dont l'âge moyen est de 8 ans, il y a une à trois courbures sur la pousse terminale. Elles sont localisées n'importe où sur cette pousse et, lorsqu'elles sont prononcées, elles demeurent encore visibles pendant plusieurs années sur la tige.

Une coupe transversale dans la partie courbée de la pousse montre que la moelle et l'anneau de croissance sont souvent excentriques. Du côté concave de la courbure, l'accroissement en rayon est supérieur et la coloration plus foncée du bois indique une production de bois de compression.

6a. Stade juvénile des gerçures



6b. Stade de maturité des gerçures

Figure 6

Différents stades de formation des gerçures de l'écorce.

7a. Courbure au début de juin.

7b. Courbure au début de septembre.

Figure 7

Courbure à différents stades de formation sur la pousse terminale du pin sylvestre.

Ce bois a la propriété d'avoir une teneur élevée en lignine (Wood et Goring 1971). À cause de l'augmentation de la lignification de ce côté de la pousse, les microfibriles de la paroi cellulaire sont orientées de façon à créer une force qui accentue son redressement (Scurfield 1973).

Les courbures sont principalement causées par une perturbation du fonctionnement du métabolisme dans la formation des tissus de la pousse. Ce fonctionnement peut être perturbé de différentes façons : 1) la production de certains phénols peut amener une prolifération des cellules de cambium dans cette partie de la pousse et une altération de leur différentiation (Bussler 1964). Ces changements causeraient momentanément une production accrue du bois sur un côté de la pousse, provoquant ainsi sa courbure ; 2) l'augmentation de la production de phénols peut jouer un rôle important dans la biosynthèse de la lignine (Marschner 1995). La lignification des parois cellulaires des cellules nouvellement formées du xylème peut se modifier temporairement et rendre la tige moins rigide ; et 3) un changement dans la structure des parois cellulaires (épaisseur, importance et orientation des microfibrilles) pourrait également provoquer la courbure de la pousse.

Kolari (1979) et Raito (1983) ont confirmé que la courbure de la pousse sur le pin sylvestre indiquait un symptôme évident d'une carence en bore. Des observations sommaires effectuées sur quelques sites près de Québec nous indiquent que ce symptôme est présent sur d'autres espèces forestières d'âge juvénile tels le sapin baumier et le pin blanc.

2.1.3.3 Les renflements de la pousse avec ou sans éclatement de l'écorce et nécrose des tissus

Ce symptôme est probablement le plus révélateur d'une carence en bore (Figure 8). Sa formation a lieu à partir du début de juin et se termine vers la troisième semaine de juillet. Il se manifeste à partir de l'âge de 4 ans depuis la plantation et il devient, au fil des ans, de plus en plus fréquent dans les plantations d'âge juvénile. Sur la pousse terminale de l'année 2000, il est présent sur 44 % des arbres. Le nombre de renflements avec ou sans éclatement de l'écorce varie d'un à quatre par pousse. Ils ont une taille très variable et ils apparaissent n'importe où sur la pousse.

Figure 8

Apparence extérieure du renflement de la pousse avec l'éclatement de l'écorce.

L'examen au binoculaire de coupes longitudinales effectuées sur les pousses atteintes révèle les formes variées de ce symptôme causé par une carence en bore. D'une façon sommaire, les principales formes rencontrées peuvent être décrites de la façon suivante :

a) au début de la formation des tissus secondaires, il y a un accroissement de la division cellulaire, de façon tangentielle dans le cambium, à un endroit donné sur la pousse qui s'allonge. L'inhibition de la différentiation des cellules de cambium et leur prolifération provoquent un épaississement anormal du cambium à cet endroit. Comme la moelle est constituée de cellules de parenchyme, une carence en bore peut accentuer l'espace intercellulaire déjà existant. Les changements qui se produisent dans le cambium créent une pression qui fait éclater le cortex et l'épiderme (Figure 9). Cette pression contraint également les cellules du cambium à s'infiltrer entre les cellules de parenchyme de la moelle sises de chaque côté de cette cavité, sur une longueur qui équivaut parfois à la presque totalité de celle de la pousse. À la fin de la saison de croissance, l'examen de la pousse montre la formation d'une caverne dans la moelle (Figure 9). Cette caverne s'est formée à même le cambium infiltré, encore actif, et s'est différencié en xylème secondaire du côté extérieur de la pousse, et en phloème secondaire du côté intérieur. Une partie de la moelle reste emprisonnée entre les deux couches de xylème secondaire produit. La formation de xylème secondaire à l'intérieur de la moelle provoque le renflement de la partie atteinte de la pousse. Le diamètre de ce renflement est très variable. Dans les cas importants, le diamètre de la partie atteinte peut dépasser de 60 % celui de la partie saine (Figure 8). La substance contenue à l'intérieur de la caverne est fortement nécrosée ; elle est composée de moelle, de résine et autres matières. La formation d'une ou de plusieurs cavernes de dimensions variables, dans la moelle, peut se produire sans qu'il y ait obligatoirement un éclatement de l'écorce.

b) les cellules de cambium se multiplient rapidement dans le sens radial à un endroit donné sur la pousse. Elles compriment les cellules de parenchyme de la moelle et réduisent l'espace intercellulaire. Ces cellules de cambium sont non différenciées ; quelques-unes peuvent se différencier en tissu parenchymateux. La formation de xylème secondaire est complètement absente (Figure 10). Une partie de ces cellules de cambium peut se différencier en xylème et phloème secondaires. Une fine couche de résine recouvre l'épiderme et le cortex nécrosés. Le phloème secondaire s'élargit et le xylème secondaire s'amincit (Figure 11). À cause du mauvais fonctionnement des tissus formés, la nécrose peut, avec le temps, s'étendre jusqu'à la moelle.

c) le xylème secondaire se développe normalement. Il n'y a pas d'éclatement de l'écorce, ni de renflement de la pousse. Cette forme se manifeste extérieurement par l'apparition d'une nécrose de coloration beige sur l'épiderme. Sous la nécrose de l'épiderme, le phloème secondaire et une partie de la moelle sont également nécrosés (Figure 12). Cette forme est moins fréquente que les deux précédentes.

d) il y a absence ou formation de xylème secondaire. Des nécroses ponctuelles de formes variées peuvent apparaître dans tous les tissus de la pousse. Ces nécroses se développent à partir d'un amas de cellules de cambium non différencié ou de cellules parenchymateuses dont les parois cellulaires se détériorent. Plusieurs couches de cellules de cambium non différencié, encore visibles, entourent parfois les nécroses (Figure 13).

e) l'élargissement du phloème secondaire et l'amincissement du xylème secondaire, à certains endroits sur la pousse, montrent que la différentiation des cellules de cambium en phloème secondaire a été anormalement

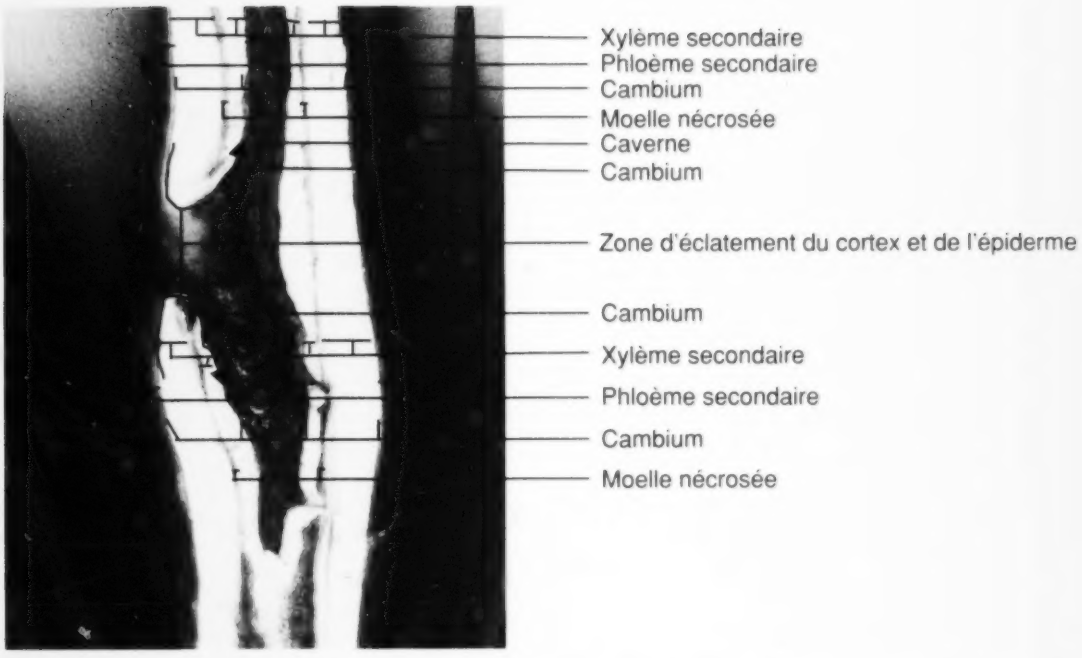


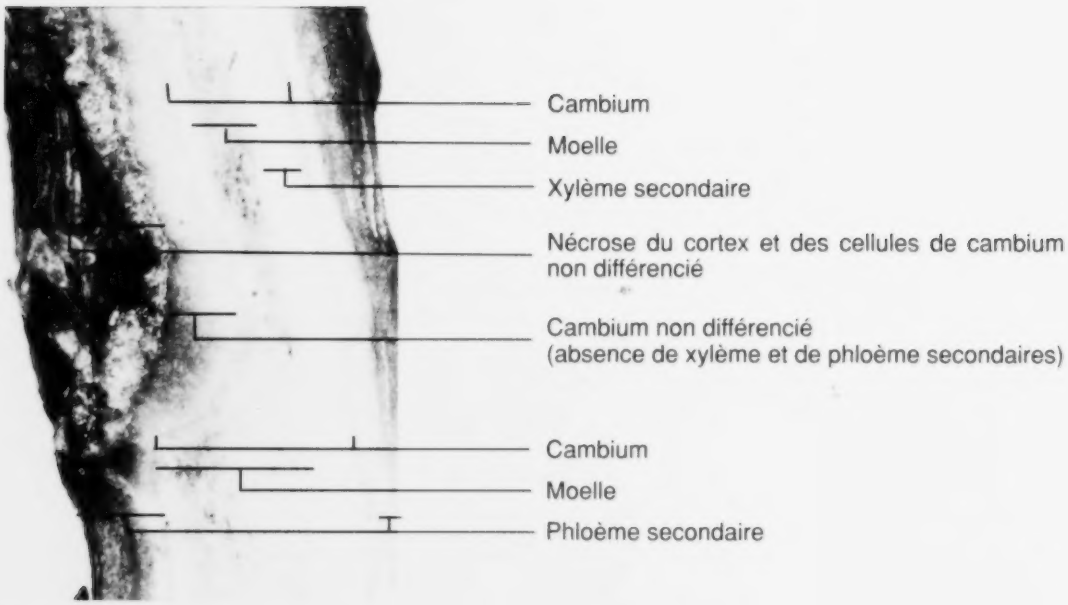
Figure 9

Coupe longitudinale de la pousse montrant son renflement, l'éclatement de l'écorce, la nécrose de la moelle et la formation d'une caverne (x 6).

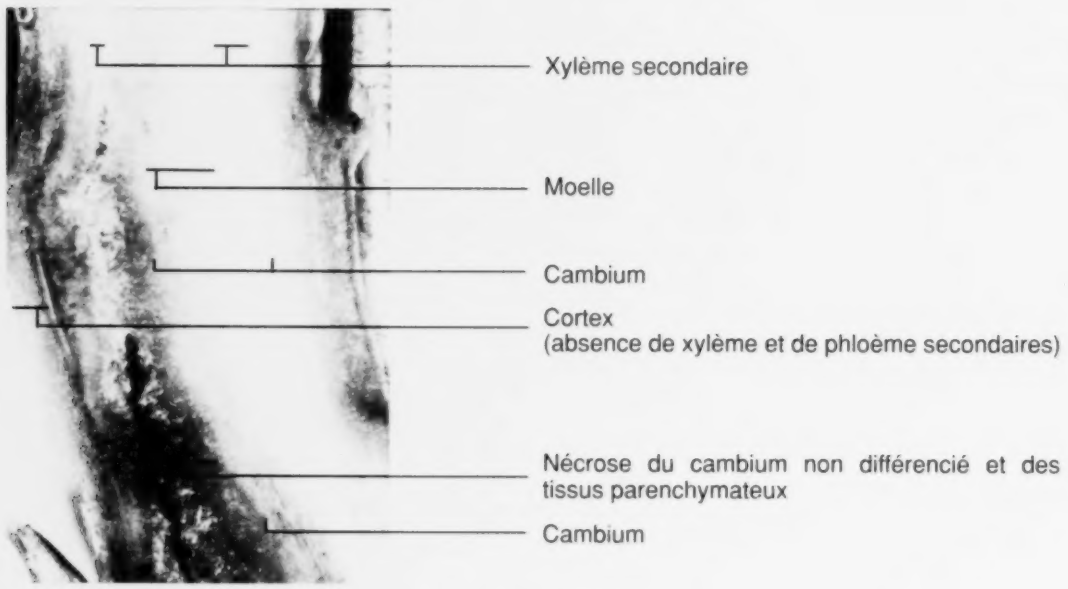
élevée comparativement à la différentiation de ces cellules en xylème secondaire. Pour un certain nombre de cellules de cambium leur différentiation a été perturbée à tel point que du xylème secondaire s'est produit dans le phloème secondaire. En effet, on remarque la présence d'une petite sphère de xylème secondaire d'environ 1 mm de diamètre dans le phloème secondaire (Figure 14). La présence de nécroses dans le phloème secondaire élargi indique une détérioration de certaines cellules (destruction de la paroi cellulaire, tissus parenchymateux). Cette forme est cependant rare.

Malgré leur diversité, toutes ces formes sont attribuables aux mêmes changements qui se produisent dans les cellules et les tissus lors d'une carence en bore. Selon les travaux de Bussler (1964, 1973), Kouchi et Kumazawa (1974), Robertson et Loughman (1974), Al-Badrawy et Bussler (1977), Pissarek (1980), Bussler (1981), Bergmann (1992) et Marschner (1995), ces changements sont les suivants : accroissement de la division cellulaire dans le cambium, modifications de la structure et de la composition chimique des parois cellulaires, inhibition de la différentiation des cellules du cambium, absence d'espace intercellulaire et inhibition de la formation de la paroi des cellules du cambium lesquelles se multiplient de façon anormale, hypertrophie des cellules, destruction du lien entre les faisceaux conducteurs des aiguilles et le système vasculaire du reste de l'arbre, formation des tissus parenchymateux au lieu de xylème et de phloème, production de substances phénoliques et d'exudats, inhibition de la synthèse de la lignine et destruction des tissus méristématiques qui deviennent nécrosés.

Sur le pin sylvestre, ce symptôme visuel de carence en bore a été rapporté par Kolari (1979) et Raito (1983), sur le sapin de Douglas par Carter *et al.* (1984) et sur le pin radiata par Will (1985). Sur l'eucalyptus spp., il se manifeste par la formation de nodules sur la pousse (Dell et Malajczuk 1994) alors que sur la vigne, cette carence cause un épaississement des parties internodales (Bergmann 1992).



10a. Nécrose extérieure apparente sur la pousse



10b. Nécrose extérieure non apparente sur la pousse

Figure 10

Nécrose du phloème secondaire et absence de formation du xylème secondaire (x 6).

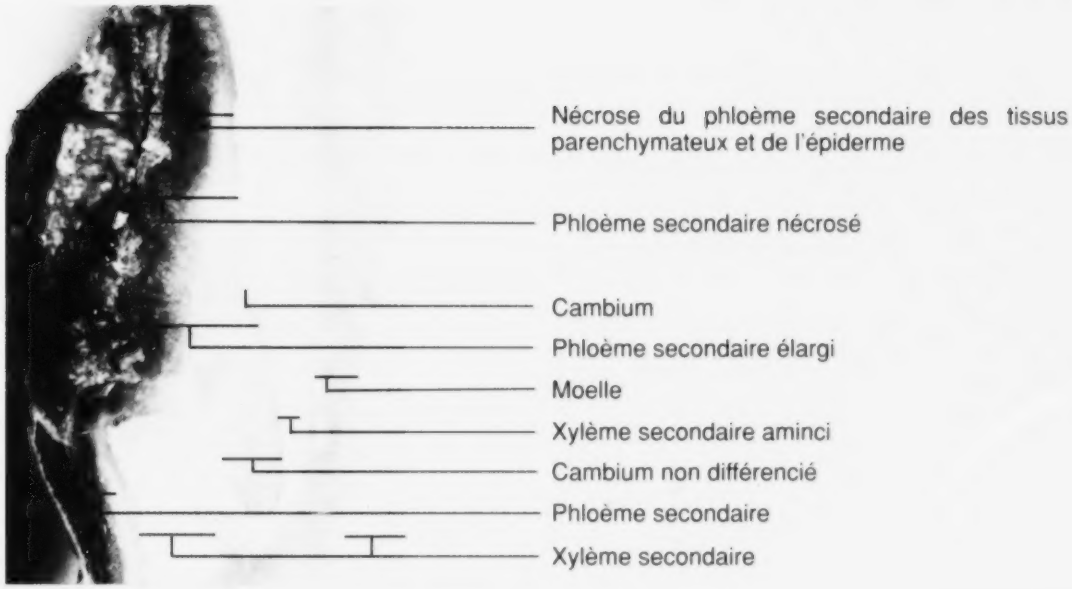


Figure 11

Nécrose du phloème secondaire et amincissement du xylème secondaire (x 6).

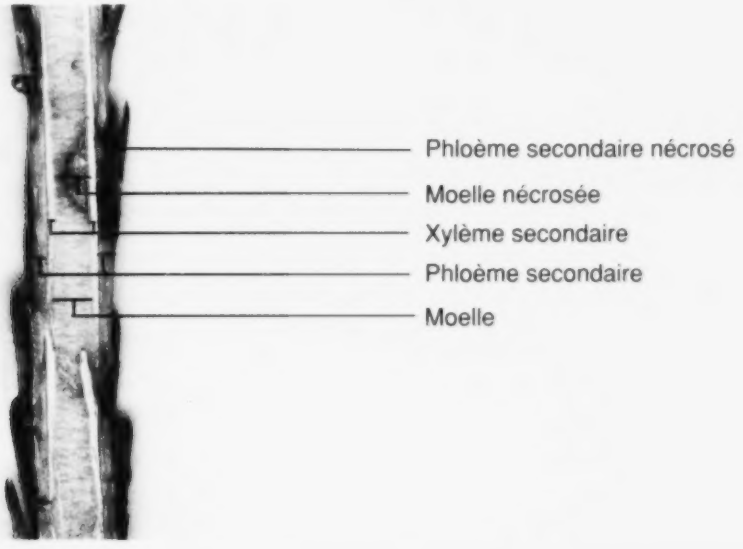
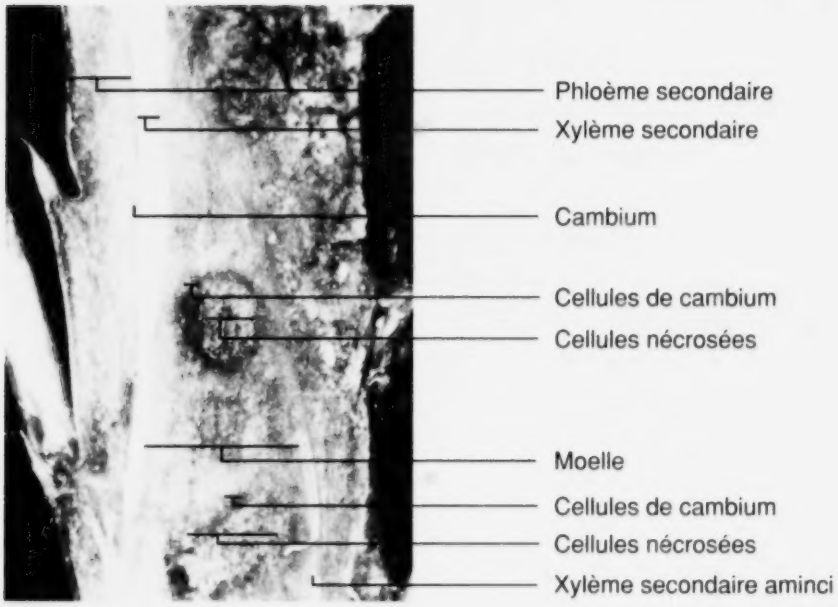
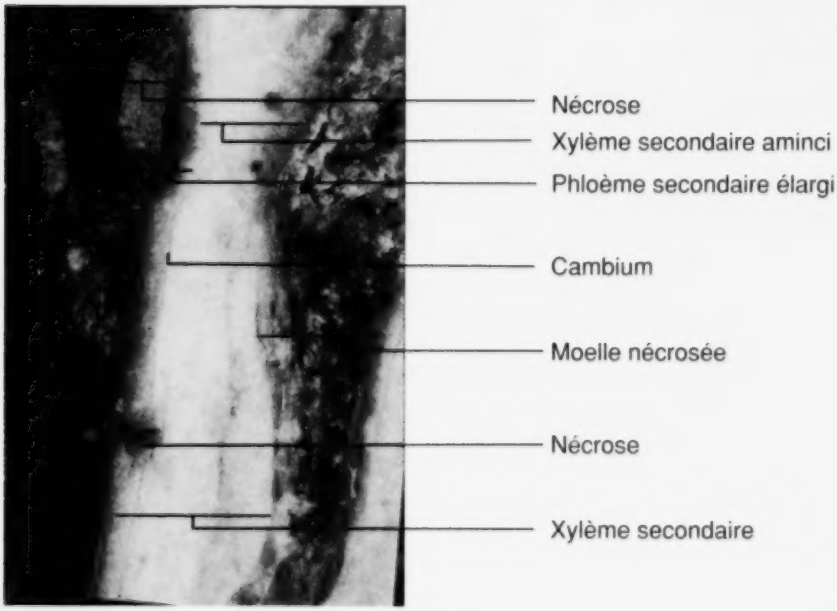


Figure 12

Nécrose du phloème secondaire et de la moelle, le xylème secondaire se développe normalement.



13a. Nécroses ponctuelles dans la moelle.



13b. Nécroses ponctuelles dans le phloème secondaire

Figure 13

Nécroses ponctuelles dans les tissus de la pousse (x 6).

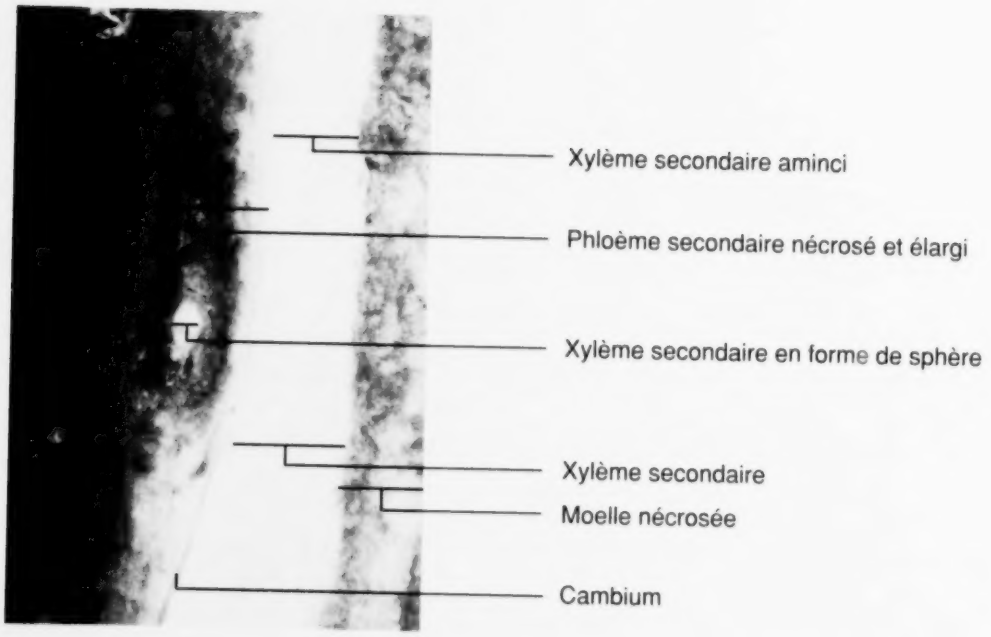


Figure 14

Formation de xylème secondaire en forme de sphère dans le phloème secondaire (x 6).

Au Québec, ce symptôme est présent sur d'autres espèces que le pin sylvestre. Des observations sommaires réalisées sur le sapin baumier et le pin blanc qui poussent en régénération naturelle près des sites expérimentaux concernés, montrent que la formation de renflements de la pousse avec ou sans éclatement de l'écorce et la nécrose des tissus sont beaucoup moins fréquentes que celles que l'on retrouve sur le pin sylvestre. Apparemment, les dégâts sur le sapin baumier sont moins importants que ceux sur le pin blanc. La dominance apicale sur le sapin baumier est mieux conservée que celle sur le pin blanc et beaucoup mieux que celle sur le pin sylvestre. Une perte de dominance apicale moindre a un effet positif sur la croissance et la forme de l'arbre.

2.1.3.4 La mortalité partielle ou totale

La mortalité partielle ou totale de la pousse terminale se retrouve, en général, sur les arbres dont la carence en bore est élevée. Le pourcentage d'arbres dont la pousse de l'année courante est atteinte est d'environ 1 %. L'accroissement en longueur de la pousse terminale et celui des pousses issues des bourgeons latéraux se terminent beaucoup plus tôt que normalement, soit vers la première semaine de juin. À la fin de la saison de croissance, ces pousses ont donc une longueur et un diamètre moindres. Sur le site du Sault (sortie 314, autoroute 20), la longueur de la pousse terminale de l'arbre atteint est de 10 cm, alors que celle de la moyenne de l'ensemble des arbres est de 56,8 cm.

D'autres changements importants telles les variations de la longueur des aiguilles, leur coloration et la forme de la pousse caractérisent ce symptôme. À la figure 15a, les aiguilles localisées dans le tiers inférieur des pousses ont une longueur de 3 cm, soit environ la moitié de celle d'aiguilles d'arbres sains, et leur extrémité est de coloration jaunâtre. Les autres aiguilles sont très peu développées ; leur longueur varie de 5 à 10 mm. Elles sont de coloration jaunâtre à brunâtre et plusieurs sont encore emprisonnées dans leur gaine. L'extrémité de la pousse qui porte ces aiguilles desséchées est en forme de U ou de J inversé. Un comportement similaire de la pousse, causé par une

carence en bore, a été rapporté par KOLARI (1979) sur le pin sylvestre et WILL (1985) sur le pin radiata. Selon ce dernier auteur, il serait attribuable à un manque de lignification de la pousse atteinte.

La mortalité partielle ou totale de la pousse terminale de l'année précédente peut être assez fréquente dans les plantations âgées de plus de 10 ans. Dans ce cas, le bourgeon terminal et les bourgeons latéraux ne débourrent pas au printemps. La partie atteinte est généralement couverte de taches de résine séchée et les aiguilles y sont absentes (Figure 15b). Lorsque la mortalité de cette pousse est partielle, de nouvelles pousses peuvent surgir de bourgeons adventifs formés à l'aisselle des aiguilles encore présentes sur la partie vivante. La mortalité partielle ou complète de la pousse de l'année précédente peut se produire même si, dans plusieurs cas, son accroissement en longueur semble normal.

Les observations effectuées sur les arbres atteints ne permettent pas de définir le mécanisme de formation de ce symptôme. À la lumière de résultats d'études, la carence en bore provoque une modification dans le métabolisme des cellules et augmente la biosynthèse des phénols qui s'accumulent dans la partie atteinte (LEWIS 1980, PILBEAM et KIRBY 1983). L'accumulation de ces phénols et la formation de certains composés avec d'autres éléments nuisent à la régulation de la synthèse de la lignine (PILBEAM et KIRBY 1983) et induisent des changements dans les parois cellulaires. Il y a réduction de la stabilité des parois cellulaires non lignifiées. Celles-ci deviennent plus poreuses et leur structure est moins dense (HAFREN, FUJINO et ITOH 1999). Ce manque de lignification cause la destruction des parois cellulaires et la nécrose de tous les tissus formés dans cette partie de la pousse.

D'autres espèces peuvent présenter le même symptôme. Nous l'avons observé sur plusieurs arbres de sapin baumier et de pin blanc dans le parc à clones de Duchesnay près de Québec.

2.1.3.5 Faciation de la pousse terminale

Normalement, dans le méristème apical, le point de croissance est constitué d'une minuscule coupole qui comprend le procambium dont sont issus les tissus primaires du xylème et du phloème et le cambium. Par la suite, le cambium donnera naissance aux tissus secondaires du xylème et du phloème qui formeront une pousse unique et sans anomalie. La faciation de la pousse sur le pin sylvestre a été rapportée par VEIJALAINEN *et al.* (1984) comme un symptôme de carence en bore. Elle se définit comme étant une

15a. Pousse de l'année courante.

15b. Pousse de l'année précédente.

Figure 15

Mortalité partielle de la pousse terminale.

malformation de la pousse, caractérisée par le développement coalescent, c'est-à-dire soudé, réuni à un élément proche mais distinct, d'une rangée de points de croissance lesquels donnent naissance à une structure aplatie (METRO 1975). La faciation peut aussi prendre la forme normale (non aplatie). Dans ce cas, les tissus méristématiques donnent naissance à plusieurs pousses issues d'un même point (SINCLAIR *et al.* 1987).

La forme aplatie (Figure 16a) peut s'étendre sur une partie plus ou moins importante de la pousse mais, en général, elle dépasse rarement la moitié de la longueur de celle-ci. Du côté aplati, l'écorce de coloration brunâtre est souvent crevassée, bossue et couverte de résine séchée. Une coupe transversale de la pousse dans la partie aplatie montre que la moelle est amincie, nécrosée et a la forme d'une demi-sphère. Le phloème et le xylème secondaires sont plus épais du côté aplati ; le phloème est partiellement nécrosé et le xylème secondaire a une coloration beige. Les aiguilles situées en bordure de la partie aplatie sont plus courtes et peuvent devenir brunâtre le printemps suivant. Il n'y a pas d'aiguilles dans la partie aplatie de la pousse mais elles sont beaucoup plus denses que normalement du côté opposé à celle-ci. La faciation localisée dans la partie supérieure de la pousse peut provoquer la division de celle-ci en deux pousses distinctes. À leur extrémité, les bourgeons sont souvent frêles et les aiguilles ont une coloration jaunâtre à brunâtre. La mortalité partielle de ces pousses survient généralement la saison suivante.

La forme normale de la faciation est aussi fréquente que la forme aplatie. Elle atteint environ 2 % des arbres observés. Durant son élongation, la pousse se divise subitement en plusieurs pousses. Généralement, celle-ci se divise en deux pousses (Figure 16b) mais nous avons observé la formation d'un maximum de six pousses (Figure 16c) de longueur variable.

La formation de bourgeons doubles peut être considérée également comme une faciation dite normale. Le bourgeon terminal double commence à apparaître vers la mi-juin, soit durant la période pour laquelle la demande en bore est importante. Très tôt durant la saison de croissance suivante, les deux bases soudées du bourgeon terminal double vont s'allonger légèrement. Un point de croissance est localisé dans le méristème apical de chacun des deux bourgeons. La formation de tissus primaires et secondaires donnera naissance à deux pousses. On observe la présence de bourgeons doubles sur environ 1 % des arbres (Figure 16d).

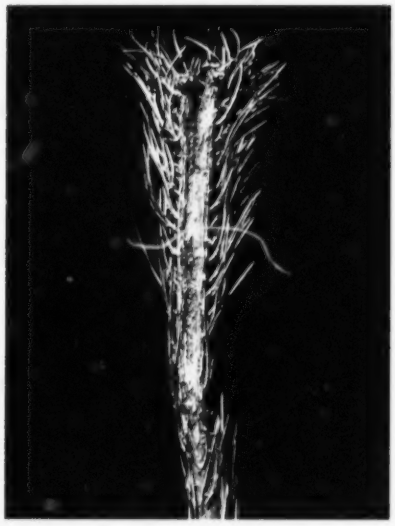
2.1.4 Symptômes visuels sur les bourgeons

2.1.4.1 La mortalité

La mortalité des bourgeons doit être interprétée avec précaution, car elle peut être attribuable à des facteurs autres que la carence en bore. Une évaluation visuelle menée à la mi-mai, juste au début de la période d'élongation des bourgeons, montre qu'il y a une différence significative entre les sites pour la mortalité des bourgeons. Sur certains sites, la majorité des arbres de toutes les classes d'âge sont atteints sévèrement alors que sur d'autres sites, plus ou moins éloignés des premiers, on observe la mortalité de quelques bourgeons seulement. En comparaison, la fréquence des autres symptômes visuels de carence en bore varie beaucoup moins d'un site à l'autre. Des observations plus minutieuses des arbres atteints, nous ont permis d'identifier les trois principaux facteurs responsables de la mortalité des bourgeons : les gros becs des pins (*Pinicola enucleator* Linneaus), les pique-boutons du pin (*Exotelia dodecella* Linneaus) et la carence en bore.

Les gros becs des pins sont des oiseaux qui, au cours de la saison froide de certaines années, quittent leurs lieux de nidification des forêts du nord pour envahir massivement, entre autres, certaines plantations de pin sylvestre ; ils se nourrissent généralement du bourgeon terminal mais maintes fois tous les bourgeons sont détruits (ROSE et LINDQUIST 1973). En général, les bourgeons sont détruits presque jusqu'à leur base, surtout ceux localisés dans le tiers supérieur de la cime ; leurs écailles protectrices, souvent intactes, restent accrochées aux branches ou se retrouvent au sol.

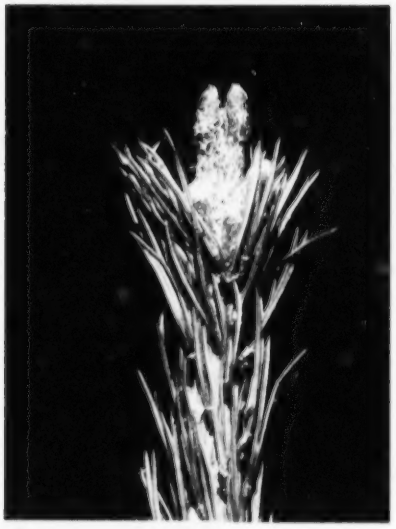
Les pique-boutons du pin sont des insectes qui s'attaquent très tôt au printemps aux bourgeons du pin sylvestre, leur hôte préféré. Ils choisissent de préférence les arbres plus âgés qui poussent à découvert, mais ils peuvent également causer la mortalité des bourgeons d'arbres plus jeunes (ANONYME 1985). Au début de la saison de croissance, les bourgeons attaqués par cet insecte se courbent. Une coupe longitudinale du bourgeon montre la galerie creusée dans la moelle par la larve (Figure 17). Si le bourgeon survit, l'élongation de la pousse est ralentie et sa mortalité peut survenir par la suite. Vers la fin de juin, la larve de coloration rougeâtre à brunâtre mesure environ 6 mm de longueur et son stade larvaire est presque terminé (Figure 18). En 1999 et 2000, le pourcentage d'arbres atteints était d'environ 1 %. Les dégâts sont peu importants et ils se limitent à la destruction de un à quelques bourgeons par arbre, ceux généralement situés dans la moitié supérieure de la cime.



16a. Forme aplatie

16b. Forme normale

16c. Forme normale



16d. Forme normale

Figure 16

Différentes formes de faciation de la pousse terminale.

Figure 17

Coupe longitudinale du bourgeon terminal montrant les dégâts causés par le pique-bouton du pin.

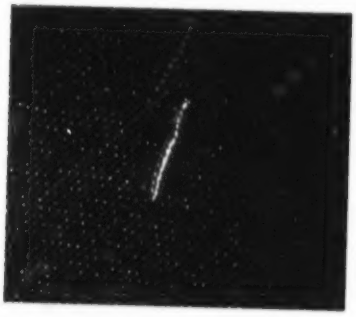


Figure 18

Pique-bouton du pin vers la fin de son stade larvaire.

La carence en bore peut aussi causer la mortalité du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux. Les bourgeons atteints et parvenus à maturité ont généralement une longueur et un diamètre moindre. Au début de la saison de croissance suivante, ils ne s'allongent pas. Une coupe longitudinale du bourgeon et d'une partie de la pousse de l'année précédente (Figure 19) montre que tous les tissus primaires du bourgeon sont nécrosés. Dans d'autres cas, la nécrose de coloration brunâtre, similaire à celle décrite sur la pousse (section 2.1.3.3), peut être localisée surtout à

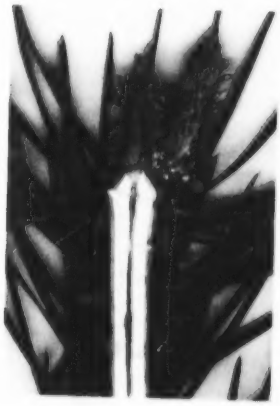


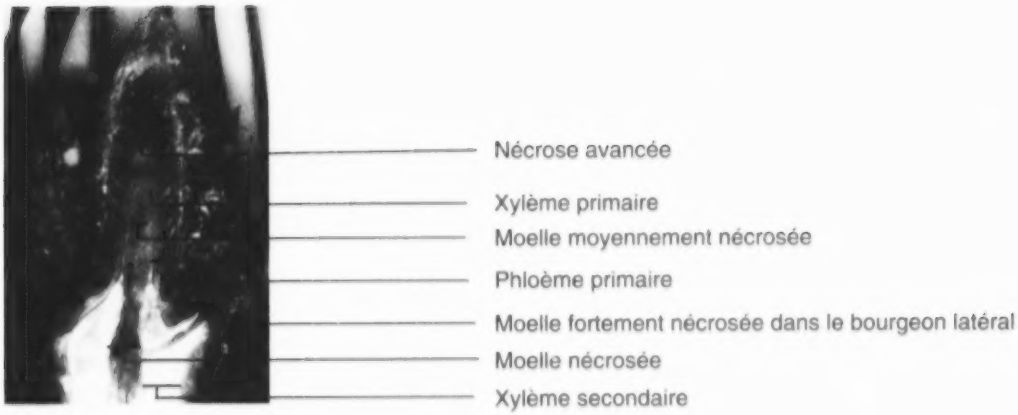
Figure 19

Nécrose et mortalité du bourgeon terminal causées par une carence en bore.

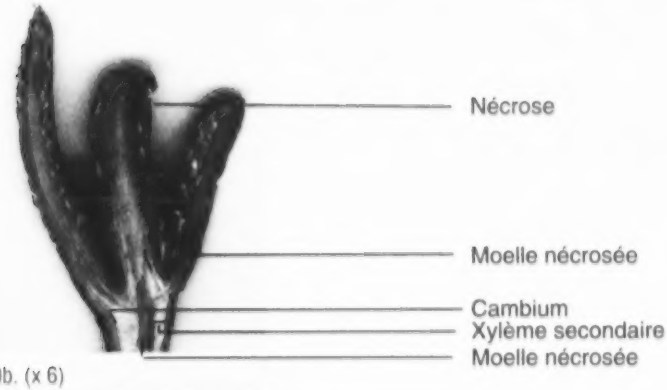
l'extrémité du bourgeon (Figures 20a, 20b et 20c). Lorsque le méristème apical est endommagé, le développement normal du bourgeon est alors compromis. Les tissus secondaires de la pousse de l'année précédente, surtout ceux de la moelle, deviennent souvent fortement nécrosés lorsque les tissus primaires du bourgeon sont partiellement ou totalement nécrosés (Figures 20a et 20b). La mortalité des bourgeons causée par une carence en bore atteint annuellement environ 1 % des arbres observés. Dans beaucoup de cas, les dégâts au bourgeon ne causent pas sa mortalité, l'accroissement en longueur de la pousse est ralenti et il y a souvent une perte de dominance apicale. La mortalité des bourgeons sur le pin sylvestre, causée par une carence en bore, a été rapportée par KOLARI (1979) et RAITO (1983).

2.1.4.2 La prolifération de bourgeons adventifs

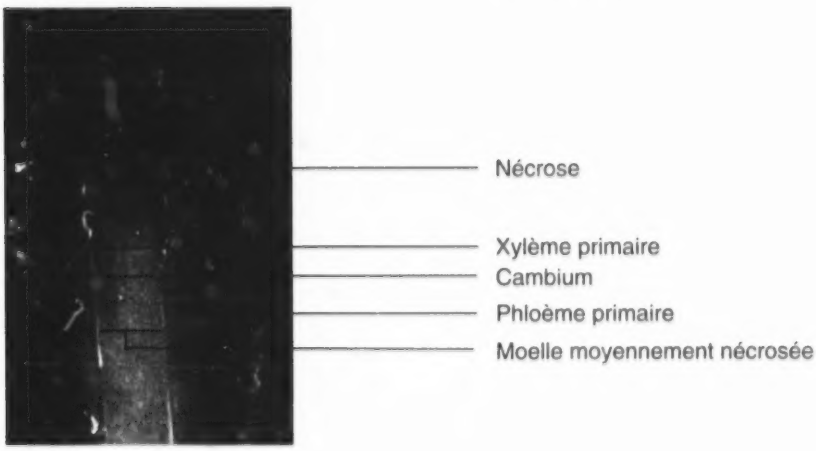
Dans les sections précédentes, nous avons démontré qu'une carence en bore pouvait causer la mortalité du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux et aussi d'une partie plus ou moins importante de la pousse. Au cours de l'année qui suit cette manifestation de la mortalité, il se produit une prolifération de bourgeons adventifs à l'aisselle des aiguilles encore vivantes situées sous la partie atteinte de la pousse (Figure 21). À la fin de l'année de croissance suivante, ces bourgeons donnent alors naissance à de nombreuses pousses, généralement courtes et en forme de buisson (Figure 22).



20a. (x 6)



20b. (x 6)



20c. (x 6)

Figure 20

Coupe longitudinale du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux atteints par des nécroses attribuables à une carence en bore.

Figure 21

Formation de bourgeons adventifs sur la pousse de l'année précédente

Figure 22

Forme phénotypique buissonnante de l'extrémité de la pousse terminale de l'année courante.

Lorsque la croissance du pin sylvestre s'effectue normalement, le bourgeon terminal et les bourgeons latéraux sont les seuls bourgeons qui se forment à l'extrémité de la pousse. Une carence en bore peut empêcher la formation du bourgeon terminal seulement ou du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux de la pousse de l'année courante. Dans ce dernier cas, tous les bourgeons situés à l'extrémité de la pousse sont des bourgeons adventifs qui se forment à l'aisselle des aiguilles (Figure 23). Ce phénomène est plutôt rare.

Figure 23

Formation de bourgeons adventifs à l'extrémité de la pousse terminale de l'année courante.

En Finlande, plusieurs espèces de punaises *Lygus* spp. ont causé l'avortement du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux sur des semis de pin sylvestre cultivés en pépinière. L'absence de ces bourgeons stimule la formation de bourgeons adventifs à l'extrémité de la pousse à la fin de la saison de croissance de l'année courante (KYTÖ 1992). Au Québec, des dégâts similaires causés par la punaise terne *Lygus lineolaris* (P. de B.) ont été observés sur des semis de pins, d'épinettes et de mélèzes. Pour se nourrir, l'insecte enfonce son rostre piqueur-suceur dans les tissus de son hôte, de préférence en développement, pour en retirer le suc cellulaire et y secréter une salive toxique (BONNEAU *et al.* 1997). Par conséquent, la tige de l'arbre attaqué par l'insecte est souvent marquée par une longue et profonde blessure (BONNEAU *et al.* 1997). Cependant, il y a tout lieu de croire que les dégâts observés dans notre

étude sont causés principalement par une carence en bore ; aucune trace de la présence de l'insecte n'a été décelée sur ces arbres plus âgés. KOLARI (1979) et VEIJALAINEN *et al.* (1984) rapportent que la prolifération de bourgeons adventifs sur le pin sylvestre indiquent un symptôme visuel de carence en bore.

2.1.4.3 L'asymétrie

Le bourgeon terminal et les bourgeons latéraux atteignent la moitié de leur dimension vers la mi-juillet et leur plein développement vers le début de septembre. Normalement les bourgeons latéraux sont d'une longueur et d'un diamètre moindres que ceux du bourgeon terminal tout au long de leur formation. À l'automne, les bourgeons latéraux sont de dimensions variables sur la pousse et les plus petits sont généralement les plus éloignés du bourgeon terminal. Normalement, l'axe du bourgeon terminal est situé dans le prolongement vertical de celui de la pousse. La forme, la disposition et la dimension des bourgeons latéraux montrent une certaine symétrie par rapport au bourgeon terminal. L'angle d'insertion des bourgeons latéraux avec l'axe vertical de la pousse est généralement d'environ 30°.

Les observations faites sur les bourgeons formés au cours de l'année 2000 montrent que le pourcentage d'arbres dont les bourgeons sont asymétriques est de 13 %. Certains bourgeons latéraux ont une longueur et un diamètre égaux ou supérieurs à ceux du bourgeon terminal. Ils sont généralement plus redressés que normalement et leur niveau apical est égal ou supérieur à celui du bourgeon terminal (Figure 24). Du fait que le bourgeon terminal soit mal centré, il peut être facilement confondu avec les bourgeons latéraux. Le bourgeon terminal et certains bourgeons latéraux peuvent être courbés sans aucun dégât apparent d'insectes. La dimension et la disposition anormales des bourgeons dénotent une perte de dominance apicale partielle du bourgeon terminal au profit des bourgeons latéraux. Au cours de la saison de croissance subséquente, l'accroissement de la pousse terminale peut être plus lent que celui de certaines pousses latérales. Cette situation peut engendrer rapidement une perte de dominance apicale complète de la pousse terminale, au fil des ans. La formation de flèches multiples et de fourches est également fréquente sur ces arbres. RAITO (1983) rapporte que l'asymétrie des bourgeons indique un symptôme visuel de carence en bore sur le pin sylvestre.

Figure 24

Variation de l'angle d'insertion, de la dimension et de la disposition des bourgeons à l'extrémité de la pousse terminale (pousse saine à gauche : T = bourgeon terminal, L = bourgeons latéraux).

2.1.5 Symptômes visuels sur les aiguilles

2.1.5.1 Les aiguilles recroquevillées

Le pourcentage d'arbres dont une partie des aiguilles de la pousse terminale sont recroquevillées est d'environ 1 %. Les aiguilles atteintes sont généralement situées vers l'extrémité ou dans le tiers supérieur de la pousse. Ce symptôme est visible à partir du début de juin aussitôt que les aiguilles sortent de leur gaine tout en s'allongeant (Figure 25a). Toutefois, la formation de ces aiguilles remonte à la saison de croissance précédente puisqu'elles étaient déjà présentes au stade d'ébauche foliaire dans le bourgeon terminal (LANNER et VAN DEN BERG 1971). Lorsqu'elles atteignent leur plein développement, ces aiguilles se déforment à des degrés divers (Figure 25b). Les plus atteintes sont généralement plus courtes et complètement recroquevillées jusqu'à leur base. Leur extrémité est encore emprisonnée à l'intérieur de la gaine. Celles qui sont légèrement atteintes sont un peu plus courtes que les aiguilles saines et seule leur extrémité est ondulée ou courbée.

25a. Début de juin

25b. Début de septembre

Figure 25

Aiguilles recroquevillées à différents stades de leur développement.

La punaise terne peut causer une déformation et une torsion des aiguilles en enfonçant son rostre piqueur-suceur dans les tissus de pin sylvestre en bas âge (Bonneau *et al.* 1997). Cependant, il est plus probable que les déformations observées sur ces arbres plus âgés soient dues à une carence en bore. L'examen de la pousse à l'aide d'un binoculaire ne laisse entrevoir aucune blessure par les insectes. De plus, Raito (1979, 1983) rapporte que les aiguilles recroquevillées indiquent un symptôme visuel de carence en bore sur le pin sylvestre.

2.1.5.2 Les aiguilles courtes

La longueur des aiguilles sur la pousse terminale varie de façon significative entre les arbres et elle est liée également à la provenance (Beaudoin 1996). Lorsqu'elles eurent atteint leur plein développement, les aiguilles des arbres faisant partie du dispositif avaient une longueur variant de 45 à 95 mm ; leur longueur moyenne était de 66 mm. Sur des arbres sains, les aiguilles adultes de la même pousse sont généralement de longueur peu variable. Cependant, nous avons remarqué que sur 17 % des arbres évalués leur longueur variait de façon significative. Les aiguilles courtes se distinguaient des aiguilles saines dès le mois de juin, et l'écart de longueur entre ces aiguilles s'accentuait à mesure que la saison de croissance progressait. Kolari (1979) et Raito (1983) reconnaissent que cette variation de la longueur des aiguilles est un symptôme de carence en bore sur le pin sylvestre ; ce symptôme se manifeste de différentes façons :

a) un certain nombre d'aiguilles courtes sont éparpillées sur toute la pousse. Une ou les deux aiguilles des faisceaux atteints peuvent mesurer à peine quelques millimètres de longueur (Figure 26a). Ces aiguilles se retrouvent surtout sur les arbres qui ont été affectés très tôt et pendant plusieurs années successives par la perte de dominance apicale. Leur croissance est perturbée et ces arbres présentent plusieurs autres symptômes visuels de carence en bore. L'examen de la pousse et des aiguilles ne révèlent aucun dégât d'insectes.

26a. Aiguilles courtes éparpillées sur la pousse

26b. Aiguilles courtes à l'extrémité de la pousse

Figure 26

Variation de la longueur des aiguilles sur la pousse terminale.

b) toutes les aiguilles situées sur la moitié ou le tiers supérieur de la pousse sont plus courtes (Figure 26b). Ces aiguilles ont, dans certains cas, une coloration jaunâtre à leur extrémité ou sur toute leur longueur. De façon générale, la formation de ces aiguilles courtes est liée à un traumatisme causé par le renflement de la pousse avec ou sans éclatement de l'écorce.

La transition entre aiguilles saines et aiguilles courtes se fait rapidement sur la pousse. Le nombre d'aiguilles courtes à l'unité de surface sur la pousse est beaucoup plus élevé que le nombre d'aiguilles saines pour deux raisons : l'accroissement en longueur de la pousse est moindre dans la partie atteinte et le nombre d'aiguilles est prédéterminé pour la future pousse contenue dans le bourgeon à l'état dormant (LITTLE 1969).

Il est probable dans certains cas que le renflement de la pousse avec ou sans éclatement de l'écorce ait un effet semblable à celui causé par l'annelage partiel de la pousse. Selon MARSCHNER (1995), les tissus comme les pousses et les aiguilles ont besoin d'un approvisionnement soutenu en hydrates de carbone pendant leur formation. Un annelage pratiqué durant cette période provoque une diminution de l'approvisionnement en hydrates de carbone dans la partie atteinte (LITTLE 1969). Le bourgeon terminal et les bourgeons latéraux sont également plus petits que normalement. La source majeure d'hydrates de carbone provient surtout des aiguilles formées l'année précédente. Les hydrates de carbone passent premièrement par les faisceaux conducteurs de ces aiguilles et ensuite par le phloème de la pousse atteinte. Lorsque cette voie d'approvisionnement est plus ou moins perturbée, la quantité d'hydrates de carbone qui parvient aux tissus en formation est réduite d'autant et cause leurs malformations.

2.1.5.3 Plus de deux aiguilles par faisceau

Au point de vue taxonomique, le pin sylvestre appartient à la section *Pinus* et la sous-section *Sylvestres*. À l'exception de l'espèce *Pinus yunnanensis*, les dix-huit autres espèces de pin qui font partie de cette sous-section sont caractérisées par des faisceaux composés de deux aiguilles (VIDAKOVIĆ 1991).

Parmi tous les symptômes visuels de carence en bore observés, la formation de plus de deux aiguilles par faisceau et les gerçures de l'écorce sont ceux qui se manifestent en premier sur les arbres. Ces observations confirment celles rapportées par RAITO (1983). La très grande majorité de ces

faisceaux sont composés de trois aiguilles. Quelques-uns, situés le plus souvent en bordure d'un éclatement de la pousse, peuvent avoir de quatre à six aiguilles (Figure 27). Les faisceaux à trois aiguilles peuvent être répartis sur toute la pousse, mais la plupart du temps, ils sont localisés à l'extrémité de celle-ci sur une longueur d'environ 10 cm. Le pourcentage de faisceaux à trois aiguilles sur la pousse terminale varie d'un arbre à l'autre de 0 à 95 %. La formation de faisceaux à trois aiguilles sur le pin sylvestre peut être attribuable à des facteurs autres que celui de la carence en bore, soit la pollution de l'air et les insectes (KRÓL 1986), ce qui n'est pas le cas dans notre étude.

Comparé aux autres symptômes visuels, la formation de plus de deux aiguilles par faisceau est le symptôme le plus fréquent ; il a été observé sur 80 % des arbres du dispositif expérimental (Tableau 1). Ce tableau indique l'importance de chaque symptôme (% d'arbres présentant le symptôme) sur chaque site et sur l'ensemble des quatre sites d'expérimentation pour l'année de croissance 2000.

Tableau 1

Importance des symptômes visuels de carence en bore (pourcentage d'arbres présentant le symptôme) sur chaque site et sur l'ensemble des sites*

Site d'expérimentation	Symptômes visuels										
	Sur la pousse terminale					Sur les bourgeons			Sur les aiguilles		
	Gerçures de l'écorce	Courbures	Renflements avec ou sans éclatement de l'écorce et nécrose des tissus	Mortalité partielle ou totale	Faciation	Mortalité	Prolifération de bourgeons adventifs	Asymétrie	Recroquevillées	Courtes	Plus de deux aiguilles par faisceau
	Pourcentage d'arbres présentant le symptôme										
Laurier	75	50	58	0	8	0	12	8	0	12	79
Du Cap	76	72	36	0	0	0	0	12	0	20	76
Du Sault	50	47	40	3	3	0	0	16	0	16	80
Lallemand	77	45	44	0	0	8	0	22	8	22	88
	67[1]	55[1]	44[1]	1[1]*	3[1]	1[1]	3[1]	13[1]	1[1]	17[1]	80[1]

1. Pourcentage d'arbres atteints pour chaque symptôme sur l'ensemble des sites.

* Le pourcentage d'arbres atteints peut être plus élevé dans les plantations âgées de plus de 10 ans.

* Plusieurs de ces symptômes peuvent être présents sur le même arbre et durant la même saison de croissance.

Figure 27

Variation du nombre d'aiguilles par faisceau.

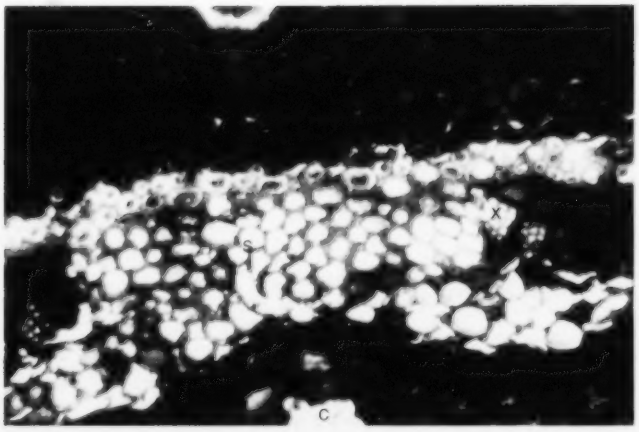


Figure 28

Section transversale d'une aiguille de pin sylvestre (x 100). Faisceaux conducteurs : P = phloème, X = xylème ; S = sclérenchyme ; T = tissus de transfusion ; E = endoderme ; M = mésophyle ; C = canal sécréteur.

2.2 Symptômes microscopiques de carence en bore dans les aiguilles

En plus des symptômes visuels décrits dans cette étude, plusieurs recherches ont démontré clairement que des changements structuraux importants pouvaient se produire dans les aiguilles à la suite d'une carence des éléments nutritifs (HOLOPAINEN et NYGREN 1989, PALOMÄKI 1995, PALOMÄKI et RAITIO 1995, JOKELA *et al.* 1997). Les symptômes visuels sont des indices d'une importance majeure pour diagnostiquer les carences en éléments alors que les changements structuraux viennent ajouter d'autres preuves. Ces derniers se manifestent très tôt, bien avant les symptômes visuels et ils constituent donc un avantage indéniable dans le dépistage précoce d'une carence des éléments (PALOMÄKI 1995). RAITO (1979, 1983) a identifié les changements structuraux attribuables à une carence en bore dans les aiguilles de pin sylvestre. Ces changements sont : un amincissement de la paroi secondaire des cellules du sclérenchyme, la formation de trouées dans ces cellules, la présence de plus de deux faisceaux conducteurs et leur déformation, le gonflement des cellules du sclérenchyme, des cellules albumineuses du phloème et des cellules du tissus de transfusion. L'examen au microscope de sections transversales d'aiguilles a permis de détecter la présence de plusieurs de ces symptômes.

2.2.1 L'amincissement de la paroi secondaire des cellules du sclérenchyme et la formation de trouées

Le sclérenchyme est situé dans la partie centrale de l'aiguille, entre les faisceaux conducteurs et les tissus de transfusion ; une couche de cellules appelée endoderme entoure l'ensemble de ces tissus et les sépare du mésophyle (Figure 28). Le sclérenchyme est constitué de cellules dont les parois sont épaisses. Son principal rôle est de servir de tissus de soutien.

L'examen du sclérenchyme montre que les cellules saines ont une paroi secondaire épaisse et un lumen de faible dimension (Figure 29a). On retrouve ces cellules saines surtout sur les aiguilles d'arbres plantés depuis moins de deux ans et, à l'occasion, sur des arbres plantés depuis plus de quatre ans et qui ne présentent, pour le moment, aucun symptôme visuel de carence en bore. Les cellules peuvent être atteintes à des degrés divers (Figure 29b et 29c). Plus les dégâts sont importants, plus la paroi secondaire s'amincit et plus la dimension du lumen augmente. Les cellules les plus endommagées ont une paroi secondaire très mince et, dans certains cas graves, il y a la formation de trouées dans le sclérenchyme.

2.2.2 La présence de plus de deux faisceaux conducteurs

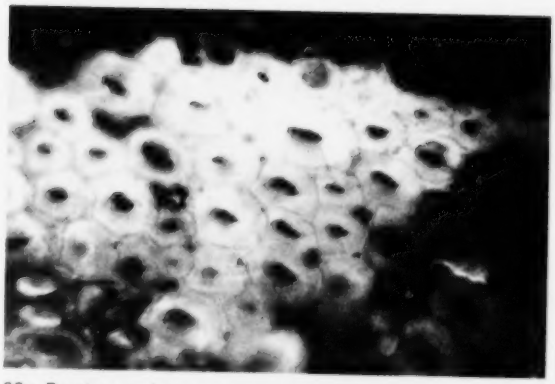
Les faisceaux conducteurs sont constitués du xylème et du phloème (Figure 28). Les assimilats produits par la photosynthèse (composés organiques et principalement les sucroses) passent d'abord par le phloème des faisceaux conducteurs des aiguilles avant d'être acheminés, par le système vasculaire du reste de l'arbre, vers les tissus en formation.

Le pin sylvestre fait partie des espèces qui appartiennent au sous-genre *Diploxylon* caractérisé par la présence de deux faisceaux conducteurs dans les aiguilles (Mirov 1967). Une carence en bore cause de nombreux changements dans un processus métabolique très complexe (Eichorn et Augsten 1974). La présence d'un troisième faisceau conducteur (Figure 30) est observée dans les aiguilles de certains arbres, lesquels montrent déjà des symptômes visuels de carence en bore. Lorsque la partie courbée de la section transversale de l'aiguille est orientée vers le haut, il se situe à mi-chemin entre les deux faisceaux existants, au centre ou dans la partie supérieure des cellules du sclérenchyme. Le phloème comme le xylème de ce faisceau sont généralement composés de quatre à six rangées de cellules alignées. Ce faisceau se différencie des deux autres faisceaux par sa forme plutôt circulaire qu'allongée et courbée vers le haut.

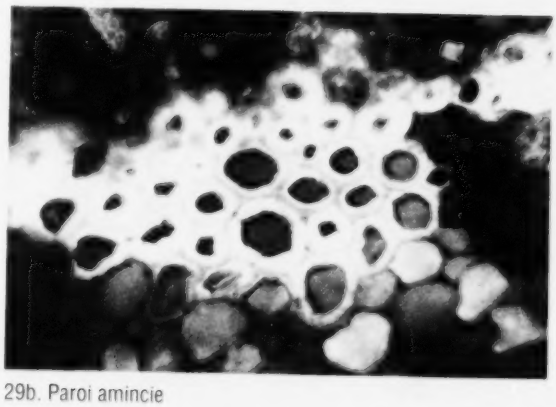
2.2.3 Le gonflement des cellules du phloème

Les cellules saines du phloème sont généralement un peu plus petites que celles du xylème ; leur forme est plutôt rectangulaire. Sur des arbres montrant des symptômes visuels de carence en bore, l'examen du phloème des faisceaux conducteurs des aiguilles révèle que dans plusieurs cas un certain nombre de cellules sont gonflées et leur forme est plutôt arrondie (Figure 31). De plus, les cellules avec un gonflement important ont une paroi cellulaire très amincie.

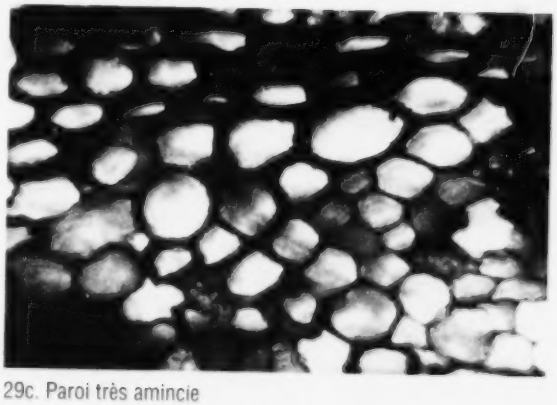
Les dommages au phloème, y compris le gonflement, ont souvent été attribués à un déséquilibre des éléments nutritifs (Fink 1991, 1993 ; Jokela *et al.* 1995, 1996). Une carence en bore peut nuire au fonctionnement normal du phloème en réduisant l'activation des ATPases responsables du chargement des assimilats dans le phloème (Marschner 1995). La formation de calloses peut aussi bloquer les tissus conducteurs et empêcher les assimilats d'atteindre le phloème (van de Venter et Currier 1977).



29a. Paroi normale



29b. Paroi amincie



29c. Paroi très amincie

Figure 29

Variation de l'épaisseur de la paroi secondaire des cellules du sclérenchyme d'aiguilles de pin sylvestre (x 250).

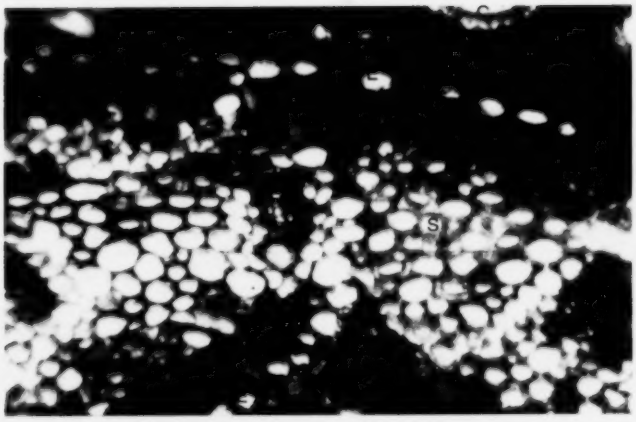


Figure 30

Présence de plus de deux faisceaux conducteurs dans les aiguilles de pin sylvestre (x 100).
F = faisceaux conducteurs ; S = sclérenchyme ; T = tissus de transfusion ; E = endoderme ; M = mésophyle ; C = canal sécréteur.

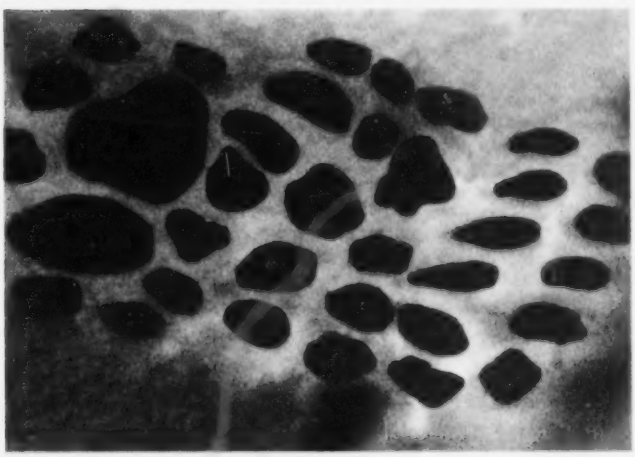


Figure 31

Le gonflement des cellules du phloème dans une aiguille de pin sylvestre (x 250).
P = cellules gonflées du phloème.

2.3 Analyses foliaires

Les analyses foliaires sont généralement utiles pour confirmer les diagnostics de carence en éléments nutritifs. À l'exception du souffre, la concentration moyenne des éléments nutritifs majeurs des tissus foliaires de chaque site a été comparée à celle de standards d'évaluation d'analyses foliaires dont les concentrations en éléments nutritifs sont en relation avec l'accroissement du végétal en cause. En l'absence de standard d'évaluation pour le pin sylvestre, nous avons utilisé celui du pin lodgepole car selon SWAN (1972), les résultats sont similaires pour ces deux espèces. À partir de ce standard d'évaluation, VEILLEUX (1972) a déterminé le palier de déficience-suffisance des éléments N, P, K, Ca et Mg pour le pin sylvestre (Tableau 2). Pour chacun de ces éléments, une concentration plus faible que la limite inférieure de ce palier indique une possibilité de carence. Les résultats présentés au tableau 2 montrent qu'il n'y a aucune carence de ces éléments et qu'il y a un excès de calcium sur les sites de Cleveland, Saint-Apollinaire et Saint-Jean-Chrysostome. La concentration en souffre se situe entre celle rapportée par PALOMÄKI et RAITO (1995) sur des arbres sains (0,71 g kg^{-1}) et celle de MILLS et JONES (2 g kg^{-1}) (1996).

Le seuil de comparaison pour la plupart des éléments dont la concentration est exprimée en mg kg^{-1} est tiré de FINÉR (1992). L'auteur considère que ces valeurs correspondent à des conditions de croissance presque optimales pour le développement des plantes supérieures. Pour les éléments Mn, Fe, Cu et Zn, les valeurs du seuil de comparaison sont de 352,0, 48,0, 3,3 et 41,3 mg kg^{-1} respectivement. Les résultats présentés au tableau 2 montrent que les concentrations en Cu et Zn dans les tissus foliaires sont semblables à celles du seuil de comparaison. Les concentrations en Fe sont semblables ou supérieures à celle du seuil tandis que les concentrations en Mn y sont soit inférieures ou supérieures. Sur le site de Saint-Apollinaire, la concentration élevée en Na est probablement due à la dérive de sel de déglaçage utilisé pour l'entretien hivernal du chemin qui borde cette plantation.

La concentration moyenne en Al de chaque site se situe entre celles rapportés par FINÉR (1992) (270 mg kg^{-1}) et MILLS et JONES (1996) (985 mg kg^{-1}). Le pin sylvestre est une espèce reconnue pour sa résistance au stress causé par un excès d'aluminium dans le sol. Cependant, une concentration trop élevée en Al est un facteur qui peut engendrer un déséquilibre de certains éléments nutritifs. Sur le site de Cleveland, les analyses foliaires effectuées sur les arbres qui poussent en terrain de niveau bas et sur ceux en terrain de niveau élevé montrent des différences importantes de concentration en Al. Les résultats présentés au

Tableau 2

Concentration moyenne des éléments nutritifs dans les tissus foliaires du pin sylvestre sur quatre sites

Élément	Site				
	Cleveland	Saint-Apollinaire	Lotbinière	Saint-Jean-Chrysostome	Palier de déficience-suffisance
	Concentration en g kg^{-1}				
Azote (N)	16.3	16.7	15.4	14.9	12.0 – 17.0
Phosphore (P)	1.66	1.65	1.65	1.67	1.0 – 1.7
Potassium (K)	4.69	7.10	5.66	5.02	3.0 – 5.0
Calcium (Ca)	3.86	3.68	2.61	4.33	0.6 – 0.8
Magnésium (Mg)	0.96	0.80	0.73	0.92	0.7 – 0.9
Souffre (S)	1.09	1.13	1.03	1.04	—
	Concentration en mg kg^{-1}				
Sodium (Na)	77.5	360.0	< 40.0	120.8	—
Manganèse (Mn)	207.3	161.3	282.8	532.3	352.0
Aluminium (Al)	351.7	576.7	481.7	563.3	—
Fer (Fe)	85.0	73.3	43.3	80.8	48.0
Cuivre (Cu)	< 20	< 20	< 20	< 20	3.3
Zinc (Zn)	48.7	41.5	37.8	56.4	41.3
Molybdène (Mo)	< 4	< 4	< 4	< 4	—
Cadmium (Cd)	< 3	< 3	< 3	< 3	—
Chrome (Cr)	< 10	< 10	< 10	< 10	—
Cobalt (Ca)	< 6	< 6	< 6	< 6	—
Mercure (Hg)	< 10	< 10	< 10	< 10	—
Plomb (Pb)	< 10	< 10	< 10	< 10	—
Bore (B)	15.2	12.0	12.0	7.1	12 - 20

tableau 3 indiquent qu'une augmentation de la concentration en Al dans les tissus foliaires s'accompagne d'une diminution des éléments Mg, Ca et P. Ces résultats confirment ceux obtenus par JANHUNEN *et al.* (1995). En terrain de niveau élevé comme en terrain de niveau bas, les concentrations en Mg et P se situent à peu près dans l'ordre de grandeur des valeurs du palier de déficience-suffisance ; le Ca est en excès. Les différences de concentration de ces

éléments ne semblent pas avoir d'effet sur le pourcentage d'arbres atteints par une carence en bore ni sur l'importance des dégâts observés ; ceux-ci sont présents de façon similaire sur l'ensemble des arbres de cette plantation.

Les résultats des analyses foliaires montrent que les concentrations moyennes en bore varient, selon les sites, entre 7,1 et 15,2 mg kg^{-1} (Tableau 2). Pour un grand nombre de conifères, les symptômes visuels de carence en bore peuvent se manifester lorsque les concentrations en bore dans les tissus foliaires de l'année courante atteignent le seuil minimal de 8 à 12 mg kg^{-1} (Carter *et al.* 1984). Le pin sylvestre est une espèce relativement sensible à une carence en bore dans le sol. Les concentrations moyennes obtenues dans les analyses foliaires sont similaires ou légèrement supérieures à celles du seuil minimal mentionné précédemment. Une évaluation visuelle nous indique que les symptômes de carence en bore décrits dans cette étude sont présents sur presque tous les arbres de l'ensemble des sites. Il ne semble pas y avoir de différence entre les sites quant à leur nombre et les dégâts aux arbres. Les concentrations obtenues sont beaucoup plus faibles que les concentrations recommandées pour des conditions optimales de croissance pour le pin sylvestre. Selon Stone (1990), ces concentrations devraient être entre 20 et 30 mg kg^{-1} (Figure 32) et selon Finer (1992) aux environs de 30 mg kg^{-1}.

La concentration du bore dans les tissus foliaires de même que sa relation avec les dégâts observés sur les arbres doivent être interprétées avec discernement. Les résultats obtenus des analyses foliaires nous indiquent un ordre de grandeur, une moyenne de la concentration en bore des aiguilles de l'année courante, mais ne fournissent aucune information sur les besoins en bore et sur la quantité absorbée pendant de courtes périodes durant la saison de croissance. Pour des raisons climatiques et autres, l'apport de bore peut être momentanément inférieur aux besoins du végétal. Par exemple, durant la période de l'année où la formation des tissus de l'arbre se fait de façon accélérée, au printemps et à l'été, une période de sécheresse peut diminuer considérablement l'absorption du bore. Lorsque la concentration moyenne du bore dans les tissus foliaires est inférieure à celle recommandée pour des conditions optimales de croissance, il peut arriver que le seuil minimal de carence soit plus facilement dépassé. Une carence en bore, pendant un laps de temps, perturbe le fonctionnement du métabolisme dans les différentes parties de l'arbre et cause des dommages aux tissus en formation lesquels se manifestent par des symptômes visuels et microscopiques. Cette relation entre la concentration en bore dans les aiguilles et la présence de symptômes visuels de carence, bien que pas toujours évidente, a également été rapportée par Carter *et al.* (1984) avec le sapin de Douglas et par Stone (1990) avec d'autres espèces.

2.4 Analyses de sol

Seuls les résultats des analyses de sol des quatre sites en bordure de l'autoroute Jean Lesage sont présentés au tableau 4. De plus, afin de ne pas alourdir ce tableau, seules les variables ayant un certain lien avec la concentration en bore disponible des sols ont été retenues.

La concentration en bore disponible de dix-huit échantillons de sol prélevés sur quatre autres sites (Cleveland, Lotbinière, Saint-Apollinaire et Saint-Jean-Chrysostome)

Tableau 3

Relation entre la concentration moyenne en Al et celle en Mg, Ca et P d'aiguilles de pin sylvestre de l'année courante sur le site de Cleveland

Prélèvement n°	Al	Mg	Ca	P
	Concentration (g kg^{-1})			
1 (en terrain de niveau bas)	0,59	0,78	3,42	1,65
1 (en terrain de niveau élevé)	0,14	1,03	4,28	1,61
2 (en terrain de niveau bas)	0,81	0,92	2,26	1,48
2 (en terrain de niveau élevé)	0,26	1,08	2,79	1,70

est semblable à celle présentée au tableau 4. Cette concentration a été déterminée à l'aide de la méthode Mehlich-3 ; elle varie de moins de 0,1 à 0,3 mg kg^{-1}. Cette concentration est très faible dans tous les échantillons de sol prélevés et elle se situe près de la limite de détection obtenue (inférieure à 0,1 ppm). Pour l'évaluer, nous avons comparé ces résultats à ceux rapportés par TISDALE *et al.* (1985). Selon cet auteur, la concentration en bore total déterminée par l'analyse d'un très grand nombre de sols, dont la répartition géographique est éloignée, varie de 2 à 200 mg kg^{-1}. Moins de 5 % du bore total contenu dans le sol est généralement disponible pour la croissance des végétaux. Lorsque la concentration en bore disponible présentée au tableau 4 est exprimée en bore total (varie de moins de 2 à 6 mg kg^{-1}), elle correspond aux valeurs les plus faibles en bore total rapportées par TISDALE *et al.* (1985).

Peu d'études sur la concentration en bore des sols ont été réalisées au Québec. La majorité de celles-ci ont été effectuées sur des sols utilisés pour la production agricole. TRAN *et al.* (1995) rapportent que la concentration en bore disponible sur ces sols (0,8 mg kg^{-1}) correspond au seuil inférieur de niveau moyen (0,8 mg kg^{-1} à 1,1 mg kg^{-1}) pour les régions de Saint-Hyacinthe – Richelieu et du sud-ouest de Montréal et que pour d'autres régions, spécialement celles de Québec, des Bois-Francs et du Saguenay – Lac-Saint-Jean,

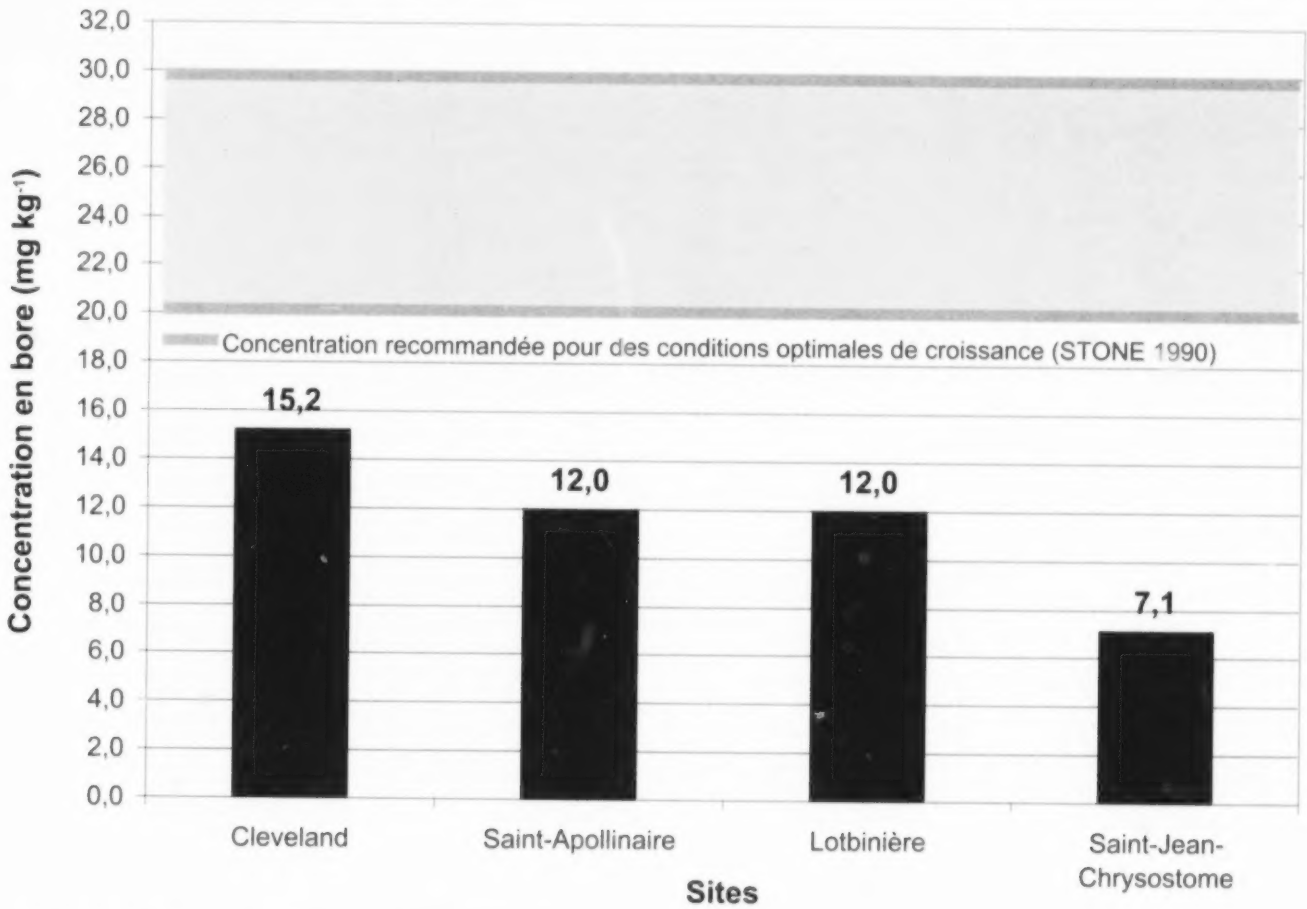


Figure 32

Concentration moyenne en bore des tissus foliaires de pin sylvestre sur quatre sites.

Tableau 4

Texture, pH et concentration des éléments nutritifs du sol sur différents sites

Site	Prélèvement n°	Texture	pH	M.O.	K	Ca	Al	Fe	B
			$Ca\ Cl_2$	g kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}	mg kg^{-1}
Du Sault	1	Loam sableux	6,36	25,3	73	1 238	1 242	168	0,1
	2	Loam sableux	5,52	25,2	57	1 047	1 053	199	0,1
	3	Loam sablo-argileux	4,63	24,2	56	719	1 249	302	0,1
	4	Loam sableux	7,25	13,7	87	2 371	295	216	0,3
Du Cap	5	Loam sableux	6,00	10,6	37	979	801	206	< 0,1
	6	Loam sableux	7,06	8,4	44	1 692	479	225	0,1
	7	Loam sableux	7,01	19,4	178	1 220	463	366	0,1
	8	Loam sableux	4,86	21,0	90	964	417	325	0,3
Laurier	9	Loam sablo-argileux	5,46	38,9	54	1 813	736	224	0,3
	10	Loam sableux	5,24	18,8	36	1 084	637	237	0,1
	11	Loam sableux	6,56	16,4	36	1 253	482	174	0,3
	12	Loam sableux	6,46	11,7	54	1 373	421	137	0,1
Lallemand	13	Loam sableux	5,34	24,1	106	577	782	187	0,1
	14	Sable loameux	4,13	11,9	86	270	921	156	0,1
	15	Loam sableux	5,05	48,6	102	1 021	1 244	194	0,1
	16	—	5,56	64,0	155	1 582	702	202	0,3

la concentration (0,3 mg kg^{-1}) correspond au seuil inférieur de niveau bas (0,3 mg kg^{-1} à 0,7 mg kg^{-1}). Selon cette classification, les données présentées au tableau 4 ne dépasseraient pas celles du seuil inférieur de niveau bas ; la concentration moyenne en bore soluble des sols sur les quatre sites (0,2 mg kg^{-1}) ferait partie de la classe de niveau très bas (inférieure à 0,3 mg kg^{-1}). Ces sols exigent une application de bore même pour des cultures modérément exigeantes de cet élément (Tran *et al.* 1995). Seule l'étude de Bernier et Brazeau (1988) a été réalisée sur des sols forestiers. Cette étude montre, à l'aide de symptômes visuels et d'analyses foliaires, la présence d'une carence en bore sur plusieurs espèces de la forêt feuillue des Appalaches et des Basses-Terres du Saint-Laurent.

Il y a tout lieu de croire que les sols forestiers d'une partie importante du Québec méridional sont pauvres en bore. En effet, les symptômes visuels de carence en bore sont présents sur tous les arbres des douze tests de provenances de pin sylvestre établis en 1983 par le Service de l'amélioration des arbres de l'époque. Ces tests sont répartis dans l'ensemble des régions bioclimatiques du Québec méridional. Cette hypothèse est renforcie par les résultats de Tisdale *et al.* (1985). Ces auteurs ont démontré que la superficie couverte par les États frontaliers de la partie sud du Québec (New York, Vermont et Maine) était caractérisée par des sols déficients en bore. Il est probable que l'extension de ce vaste territoire se fasse vers le nord.

Hormis les conditions climatiques, les paramètres tels la texture du sol, le pourcentage de matière organique, le pH et la concentration de certains éléments comme le calcium, le potassium, l'azote, l'aluminium et le fer peuvent influencer la disponibilité du bore dans le sol, son flux et par conséquent son absorption par le système racinaire du végétal concerné.

De façon générale, les données sur la texture du sol et le pH, présentées au tableau 4, ne limitent pas la disponibilité et l'absorption du bore. Le pH varie entre 4,1 et 7,2 et, à ces valeurs, le bore se présente en solution dans le sol surtout sous la forme de (H_3B0_3) (TISDALE *et al.* 1985). Les valeurs de pH inférieures à 7,0 ne favorisent pas l'adsorption du bore par l'hydroxyde d'aluminium et l'hydroxyde de fer. L'assimilabilité du bore diminue progressivement seulement lorsque le pH est plus petit que 4,5 ou supérieur à 7,3 (GIGUÈRE 2001). Les concentrations en Ca et K ont été comparées aux concentrations minimales nécessaires à un sol pour supporter un verger à graines de conifères (RAINVILLE *et al.* 1990). Le Ca est en excès dans tous les prélèvements sauf un. Un excès de Ca a pour effet d'augmenter la demande en bore par le végétal et d'amoindrir sa disponibilité. La teneur en K échangeable est, soit inférieure ou supérieure, au seuil de comparaison.

Les concentrations en bore disponible présentées au tableau 4 sont tellement faibles et peu variables (moins de 0,1 à 0,3 mg kg^{-1}) qu'il nous est impossible d'établir une relation de cause à effet entre ces valeurs et les paramètres mentionnés. Les sols sont tout simplement très pauvres en bore. La concentration recommandée pour des conditions optimales de croissance du pin sylvestre devrait être probablement entre 1,1 et 1,5 mg kg^{-1} (Figure 33), soit de quatre à cinq fois supérieure à la concentration maximum obtenue dans les analyses de sol.

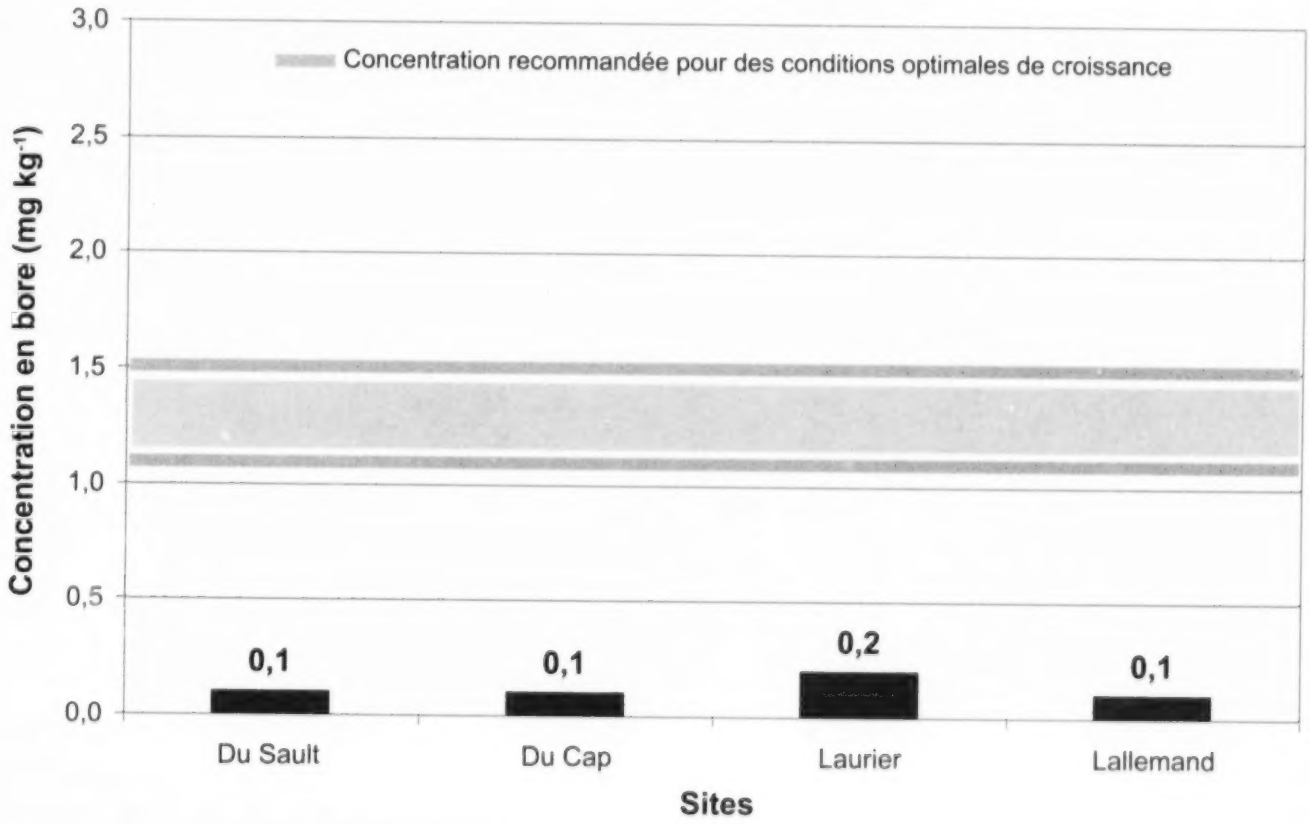


Figure 33

Concentration moyenne en bore du sol sur quatre sites.

Conclusion

Dans tout le Québec, très peu de plantations de pin sylvestre, ayant atteint la moitié de l'âge de rotation, ont une bonne croissance des arbres et une qualité de tige intéressante. Les observations menées sur plusieurs sites, de 1999 à 2002, confirment les résultats obtenus en 1996 des tests de provenances sur le pin sylvestre (Beaudoin 1996). La perte de dominance apicale est la cause principale de la formation de fourches, de grosses branches, de branches adventives et de la flexuosité de la tige du pin sylvestre. Selon l'étude actuelle, cette perte de dominance est causée principalement par une carence en bore dans le sol.

Sur un même site, les arbres sont atteints à des degrés divers. À l'occasion, on observe des différences très importantes d'un arbre à l'autre par rapport au nombre de symptômes visuels, à la gravité des dommages et à l'âge d'apparition des symptômes. De prime abord, cette variation peut être attribuable principalement aux conditions de croissance variables (propriétés physico-chimiques du sol) rencontrées à chaque microsite. Ces différences ne peuvent s'expliquer uniquement par le peu d'écart de concentration en bore et autres éléments nutritifs des microsites en cause. Ceci nous porte à croire qu'il existe peut être aussi une variabilité génétique, entre les arbres, relative à leur sensibilité à une carence en bore dans le sol. Cette variabilité a déjà été observée sur certains végétaux utilisés en agriculture. Si tel est le cas pour le pin sylvestre, il serait important de prendre en compte cette variabilité dans les critères de sélection des arbres pour l'amélioration génétique de l'espèce. La sélection phénotypique des meilleurs sujets pour ce caractère permettrait probablement de créer une variété moins sensible à une carence en bore du sol.

Le pin sylvestre semble être, sur l'ensemble des sites du Québec méridional, une espèce relativement sensible à une carence en bore dans le sol ; les symptômes visuels de carence sont nombreux et bien définis. C'est pour cette raison que nous l'avons choisi comme sujet de cette étude et ensuite pour démontrer que la mauvaise forme de sa tige n'est pas attribuable uniquement à un mauvais choix de provenances. En effet, les provenances bien adaptées aux conditions climatiques de croissance des sites en cause sont également affectées au fil des ans.

Des observations sommaires de symptômes visuels de carence en bore ont été effectuées sur d'autres espèces tels le sapin baumier et le pin blanc. La présence de plusieurs symptômes visuels sur ces espèces nous indique qu'il serait important, dans une prochaine étape de ce projet, d'évaluer sur un territoire plus vaste l'importance de ce phénomène sur la croissance et la qualité de la tige de plusieurs espèces indigènes et introduites. Il y a tout lieu de croire que pour une bonne partie du Québec méridional, les sols sont pauvres en bore. Depuis 1969, le Service de l'amélioration des arbres de l'époque a évalué l'accroissement de plusieurs espèces introduites dans les arboretums. Il est probable qu'une faible concentration en bore dans le sol ait pu avoir un impact non négligeable sur leur performance en plantation, l'ampleur de l'introduction des espèces choisies et sur l'intérêt de poursuivre leur amélioration génétique. À l'époque, aucune donnée n'a été prise sur les symptômes visuels de carence en bore de ces espèces. Cependant, des observations visuelles menées après quelques années de croissance depuis la plantation montraient que la croissance et la forme des arbres de certaines espèces, entre autres, le pin lodgepole et le sapin de Douglas, étaient jusqu'à un certain point semblables à celles du pin sylvestre. D'ailleurs, ces deux espèces réagissaient à une carence en bore du sol sur certains sites en Colombie-Britannique (Carter et Brockley 1990) ; leur croissance et la qualité de leur tige ont été affectées de façon négative.

Les symptômes visuels observés sur la pousse, les bourgeons et les aiguilles sont des indices d'une importance majeure pour diagnostiquer une carence en bore. Il est tout à fait logique que ces symptômes se manifestent durant la période de l'année pour laquelle la demande en éléments nutritifs est la plus importante. Cela s'explique par les raisons suivantes : 1) le bore, élément essentiel à la formation des tissus de toutes les parties de l'arbre, et principalement absorbé par le système racinaire, n'est pas

disponible en quantité suffisante dans le sol. En effet, les résultats de l'analyse de sol de tous les échantillons montrent que la concentration en bore est très faible ; elle varie de moins de 0,1 à 0,3 ppm ; elle est inférieure au seuil de suffisance et encore plus à la concentration recommandée pour des conditions optimales de croissance du pin sylvestre (1,1 à 1,5 mg kg^{-1}) ; et 2) les aiguilles de l'arbre, surtout celles formées durant l'année de croissance précédente, constituent certes une réserve importante de bore en cas de besoin mais, comparativement à d'autres éléments nutritifs, le bore est reconnu comme étant peu mobile (HELMISAARI 1990, 1992). On estime que 52 % du bore utilisé annuellement par l'arbre est alloué à la formation des aiguilles mais que sa capacité de translocation est faible lorsque la quantité absorbée par les racines est insuffisante pour assurer le fonctionnement normal du métabolisme des tissus de l'arbre.

Comparé aux résultats de l'analyse foliaire, ceux de l'analyse de sol sont, pour les sites concernés, un meilleur indice d'une carence en bore. Avec l'analyse foliaire, on calcule la concentration moyenne en bore de l'ensemble des aiguilles adultes de la pousse de l'année courante après que le processus de résorption ait eu lieu, c'est-à-dire la mobilisation et le transfert des matières organiques ou inorganiques des tissus sénescents vers les tissus vivants. Un approvisionnement insuffisant et de courte durée en bore n'a pas de répercussion directe sur les résultats des analyses foliaires mais peut avoir des conséquences néfastes sur le fonctionnement du métabolisme de l'arbre. Ainsi, dans plusieurs cas, il est difficile d'établir une relation significative entre les dégâts observés sur les arbres à la suite d'une carence en bore et les résultats de l'analyse foliaire de cet élément. En revanche les résultats de l'analyse de sol indiquent clairement une concentration très faible en bore et, par conséquent, une possibilité élevée de carence de cet élément.

En général, les symptômes visuels de carence en bore ne se manifestent pas avant la quatrième année depuis la plantation. Le transport du bore dans l'arbre est lié au taux de transpiration et à sa durée. Sur des semis ou des arbres en très bas âge, la surface foliaire est relativement faible. Selon MARCHNER (1995), avec une telle surface foliaire, l'augmentation des effets de la transpiration sur la quantité de bore absorbée est habituellement absente. L'absorption de l'eau, des éléments nutritifs et leur flux dans le xylème sont alors déterminées principalement par le gradient de pression hydrostatique, qui s'établit au niveau du système racinaire, et non par le taux d'écoulement de la sève provoqué par la transpiration. Sur des arbres plus âgés, l'augmentation de la biomasse requiert l'absorption par le système racinaire d'une quantité de plus en plus importante de bore. De plus, en période de croissance accélérée, la formation des tissus se fait rapidement et la quantité de bore nécessaire par unité de temps est plus élevée. Soixante-dix pour cent de l'accroissement de la pousse terminale du pin sylvestre a lieu durant la période du 28 mai au 28 juin et l'accroissement quotidien de la longueur de la pousse terminale peut être supérieur sur certains arbres à 2 cm. L'augmentation de la transpiration durant cette période de croissance accrue a peu d'effet sur la quantité de bore absorbée par le système racinaire à cause de la faible concentration de cet élément dans le sol. Par moment, la quantité de bore nécessaire au bon fonctionnement du métabolisme de certaines parties de l'arbre n'est pas suffisante et les symptômes visuels de carence se manifestent.

Pour des arbres en bas âge, l'observation au microscope de sections transversales d'aiguilles représente un avantage indéniable dans le dépistage précoce des changements structuraux causés par une carence en bore dans le sol. Ces changements structuraux tels l'amincissement des parois secondaires des cellules du sclérenchyme, la présence d'un troisième faisceau conducteur et le gonflement des cellules du phloème se manifestent avant les symptômes visuels de carence. Une fertilisation en bore effectuée à la plantation ou à la suite d'un dépistage précoce de carence de cet élément permettrait, nous l'espérons, de garder les arbres sains. Par ailleurs sur d'autres espèces végétales, MARSCHNER (1995) a démontré que l'accroissement de la concentration en bore, dans le milieu de croissance concerné, augmente la quantité de bore absorbée par le système racinaire de même que celle transférée dans les tissus par la transpiration.

Puisque tous les sols échantillonnés ont une concentration très faible et peu variable en bore, il n'est pas possible dans ces circonstances d'établir clairement une relation de cause à effet entre leur concentration en bore et l'importance des dommages observés sur les arbres. Dans une prochaine étape de ce projet, nous voulons mettre en place des plantations comparatives comprenant des parcelles témoins et des parcelles fertilisées afin de connaître le dosage du bore sur différents sites pour des conditions optimales de croissance. Le Service de l'amélioration des arbres de l'époque a mis des efforts considérables pour sélectionner les meilleures provenances pour la croissance. Le choix des meilleures provenances et la connaissance des exigences nutritionnelles de l'espèce permettront de revaloriser son utilisation auprès des reboiseurs.

Références bibliographiques

AL-BADRAWY, R. et W. BUSSLER, 1977. *Symptome von Bormangel und BorüberschuB bei Hibiscus esculentus*. Pflanzenern. u. Bodenkde. 140 : 505-513.

ANONYME, 1985. *Insects of eastern forests*. USDA For. Serv., Miscellaneous publication No. 1426.

BEAUDOIN, R., 1992. *Observations sur la tolérance aux embruns salins d'espèces ligneuses en plantation aux abords des autoroutes*. The Forestry Chronicle 68(4) : 496-502.

BEAUDOIN, R., 1996. *Variation et choix des provenances de pin sylvestre en plantation sur plusieurs sites au Québec*. Gouv. du Québec, min. des Ress. nat., Dir. de la rech. for., Mémoire de recherche forestière n° 124. xiv + 72 p.

BERGMANN, W., 1992. *Nutritional disorders of plants. Development, visual and analytical diagnosis*. Gustav Fischer Verlag Jena. Stuttgart. New York. 741 p.

BERNIER, B. et M. BRAZEAU, 1988. *An occurrence of boron deficiency in the deciduous forest of the Québec Appalachians and the St. Lawrence Lowlands*. Can. J. For. Res. 18 : 1652-1655.

BERTRAND, V., H. BOLGHARI et G. PRÉGENT. *Fiches de collecte de données de 1977 à 2002 sur les plantations de pin sylvestre*. Min. des Ress. nat., Forêt Québec, Serv. de la rech.

BONNEAU, G, L. INNES, C. LACHANCE, L. MARCHAND et D. PARÉ, 1997. *Maladies et insectes importants dans les pépinières forestières au Québec*. Direction de la conservation des forêts, ministère des Ressources naturelles. 72 p.

BOULD, C., E.J. HEWITT et P. NEEDHAM, 1983. *Diagnosis of mineral disorders in plants. Volume 1. Principles*. Long Ashton Research Station, University of Bristol, London. 174 p.

BRAEKKE, F.H., 1983. *Occurence of growth disturbance problems in Norvegian and Swedish forestry*. Commun. Inst. For. Fenn. 116 : 17-25.

BRAEKKE, F.H. et B. HALAND, 1995. *Above-ground biomass and mineral element distribution in a Scots pine stand of a virgin low-shrub pine bog*. Medd. Skogforsk 47(7) : 1-17.

BUSSLER, W., 1964. *Die Bormangelsymptome und ihre Entwicklung*. Pflanzenern., Diing. u. Bodenkde. 105 : 113-135.

BUSSLER, W., 1973. *The dependence of the development of deficiency symptoms from physiological function of a nutrient*. Curso Intern. de Fertilid. de Suelos y Nutr. Vegetal, Madrid 1-13.

BUSSLER, W., 1981. *Microscopical possibilities for the diagnosis of trace element stress in plants*. J. Plant Nutrition 3 : 115-128.

CARTER, R.E. et R.P. BROCKLEY, 1990. *Boron deficiencies in British Columbia : Diagnosis and treatment evaluation*. For. Ecol. Manage. 37 : 83-94.

CARTER, R.E., J. OTCHERE-BOATENG et K. KLINKA, 1984. *Dieback of a 30-year-old Douglas fir plantation in the Brittain River Valley, British Columbia : symptoms and diagnosis*. For. Ecol. Manage. 7 : 249-263.

CARTER, R.E., A.M. SCAGEL et K. KLINKA, 1986. *Nutritional aspects of distorted growth in immature forest stand of southwestern coastal British Columbia*. Can. J. For. Res. 16 : 36-41.

CLARK, G., 1973. *Staining procedures used by the biological stain commission*. The Williams & Wilkins Company, Baltimore, Md. 21202, USA. 418 p.

DELL, B. et N. MALAJCZUK, 1994. *Boron deficiency in eucalypt plantations in China*. Can. J. For. Res. 24 : 2409-2416.

EICHHORN, M. et H. AUGSTEN, 1974. *Der EinfluB des Bors auf verschiedenartige populationen von* Wolffia arrhiza *(L.) Wimm. in Chermostalenkultur.* Biochem. Physiol. Pflanzen 165 : 371-385.

FINER, L., 1992. *Nutrient concentrations in* Pinus sylvestris *growing on an ombrotrophic pine bog, and the effects of PK and NPK fertilization.* Scand. J. For. Res. 7 : 205-218.

FINK, S., 1991. *Structural changes in conifer needles due to Mg et K deficiency.* Fert. Res. 27 : 23-27.

FINK, S., 1993. *Microscopic criteria for the diagnosis of abiotic injuries to conifer needles. In forest decline in Atlantic and Pacific Regions.* Eds. R.F. Hüttl and D. Müller-Dombois. Springer-Verlag. Berlin. p. 175-188.

GIGUÈRE, M., 2001. *Surveillez l'aluminium.* Le bulletin des agriculteurs. Juin. 33-34.

HAFREN, J., T. FUJINO et T. ITOCH, 1999. Changes *in cell wall architecture of differentiating tracheids of* Pinus thunbergii *during lignification.* Plant and Cell Physiology 40(5) : 532-541.

HELMISAARI, H.-S., 1990. *Temporal variation in nutrient concentrations of* Pinus sylvestris *needles.* Scand. J. For. Res. 5 : 177-193.

HELMISAARI, H.-S., 1992. *Nutrient retranslocation in three* Pinus sylvestris *stands.* For. Ecol. Manage. 51 : 347-367.

HOLOPAINEN, T. et P. NYGREN, 1989. *Effects of potassium deficiency and simulated acid rain, alone and in combination, on the ultrastructure of Scots pine needles.* Can. J. For. Res. 19 : 1402-1411.

JANHUNEN, S., V. PALOMÄKI et T. HOLOPAINEN, 1995. *Aluminium causes nutrient imbalance and structural changes in the needles of Scots pine without inducing clear root injuries.* Trees 9 : 134-142.

JOKELA, A., J. BACK, S. HUTTUNEN et R. JALKANEN, 1995. *Excess nitrogen fertilization and the structure of Scots pine needles.* Eur. J. For. Pathol. 25 : 109-124.

JOKELA, A., V. PALOMÄKI, S. HUTTUNEN et R. JALKANEN, 1996. *Effects of root damage on the nutritional status and structure of Scots pine needles.* J. Plant Physiol. 148 : 317-323.

JOKELA, A., T. SARJALA, S. KAUNISTO et S. HUTTUNEN, 1997. *Effects of foliar potassium concentration on morphology ultrastructure and polyamine concentrations of Scots pine needles.* Tree Physiology 17 : 677-685.

KYTO, M., 1992. *Lygus bugs cause latent bud disorders in* Pinus sylvestris *L. seedlings.* Scand. J. For. Res. 7 : 121-127.

KOLARI, K.K., 1979. *Micro-nutrient deficiency in forest trees and dieback of Scots pine in Finland – a review.* Folia For. 389 : 1-37.

KOLARI, K.K., 1983. *Growth disturbances of forest trees.* Comm. Inst. For. Fenn. 116 : 208 p.

KOUCHI, H. et K. KUMAZAWA, 1975. *Anatomical responses of root tips to boron deficiency. II. Effect of boron deficiency on the cellular growth and development in root tips.* Soil Sci. Plant Nutr. 21(2) : 137-150.

KRÓL, A., 1986. *Occurence of 3-needled short shoots in Scots pine.* Rocznik Dendrologiczny 35 : 139-140.

KURKELA, T., 1983. *Early observations on die-back of Scots pine in the fertilization experiments at Kivisuo.* Commun. Inst. For. Fenn. 116 : 10-13.

LANNER, R.M. et D.A. VAN DEN BERG, 1971. *Bud development in Lodgepole pine.* Forest Sci. 17 : 479-486.

LEWIS, D.H., 1980. *Boron, lignification and the origin of vascular plants – a unified hypothesis.* New Phytol. 84 : 209-229.

LITTLE, C.H.A., 1969. *Apical dominance in long shoots of white pine* (Pinus strobus). Can. J. Bot. 48 : 239-253.

MARSCHNER, H., 1995. *Mineral nutrition of higher plants.* Second édition, Institute of plant nutrition, University of Hohenheim, Germany. 889 p.

MÉTRO, A., 1975. *Dictionnaire forestier multilingue.* Collection de terminologie forestière multilingue n° 2. Association française des eaux et forêts et Conseil international de la langue française. 433 p.

MILLS, H.A. et J.B. JONES, Jr., 1996. *Plant analysis handbook II. A practical sampling, preparation, analysis, and interpretation guide.* Athens, Georgia, USA. 421 p.

MIROV, N.T., 1967. *The genus* Pinus. University of California, Berkeley. Maria Moors Cabot Foundation. 602 p.

PILBEAM, D.J. et E.A. KIRKBY, 1983. *The physiological role of boron in plants*. J. Plant Nutr. 6 : 563-582.

PISSAREK, H.P., 1980. *Makro-und Mikrosymptome des Bormangels bei Sonnenblumen, Chinakohl und Mais*. Pflanzenern. u. Bodenkde. 143 : 150-160.

POLOMAKI, V., 1995. *Effects of magnesium deficiency on needle ultrastructure and growth of Scots pine seedlings*. Can. J. For. Res. 25 : 1806-1814.

POLOMAKI, V. et H. RAITIO, 1995. *Chemical composition and ultrastructural changes in Scots pine needles in a forest decline area in southwestern Finland*. Trees 9 : 311-317.

RAINVILLE, A., 1990. *Guide d'établissement et d'aménagement des vergers à graines au Québec*. Ministère de l'Énergie et des Ressources, Direction de la recherche (Forêts), Service de l'amélioration des arbres. Guide de recherche forestière n° 6. 115 p.

RAITO, H., 1979. *Growth disturbances of Scots pine caused by boron deficiency on an afforested abandoned peatland field*. Folia For. 412 : 1-16.

RAITO, H., 1983. *Macro- and microscopic symptoms in growth disturbed forest trees*. Commun. Inst. For. Fenn. 116 : 35-38.

ROBERTSON, G.A. et B.C. LOUGHMAN, 1974. *Response to boron deficiency : a comparaison with responses produced by chemical methods of retarding root elongation*. New Phytologist 73 : 821-832.

ROSE, A.H. et O.H. LINDQUIST, 1973. *Insectes des pins de l'est du Canada*. Ministère de l'Environnement, Service canadien des forêts. Centre de recherches forestières des Grands Lacs. Publication n° 1313. 127 p.

SCURFIELD, G., 1973. *Reaction wood : its structure and fonction*. Science 179 : 647-655.

SHORROCKS, V.M., 1997. *The occurence and correction of boron deficiency*. Plant and soil 193(1/2) : 121-148.

SILFVERGERG, K., 1979. *Phenology and initial development of a growth disorder in Scots pine on boron deficient peatland*. Folia For. 396 : 1-19.

SINCLAIR, W.A., H.H. LYON et W.T. JOHNSON, 1987. *Diseases of trees and shrubs*. Cornell University Press, New York. 575 p.

STONE, E.L., 1990. *Boron deficiency and excess in forest trees : A review*. For. Ecol. Manage. 37 : 49-75.

SWAN, H.S.D., 1972. *Foliar nutrients concentrations in lodgepole pine as indicators of tree nutrient status and fertilizer requirement*. Wdlds. Rept. Pulp Pap. Res. Inst. Can. No. 42. 19 p.

TISDALE, S.L., W.L. NELSON et J.D. BEATON, 1985. *Soil fertility and fertilizers*. Macmillan Publishing Company, New York, Fourth Edition. 754 p.

TRAN, T. SEN, M. GIROUX, P. AUDESSE et J. GUILBAULT, 1995. *Importance des éléments mineurs en agriculture : symptômes visuels de carence, analyses des végétaux et des sols*. Compte rendu de la recherche en science du sol. Agrosol 8(1) : 12-23.

VAN DE VENTER, H.A. et H.B. CURRIER, 1977. *The effect of boron deficiency on callose formation and C^{14} translocation in bean (*Phaseolus vulgaris*) and cotton (*Gossypium hirsutum *L.)*. Am. J. Bot. 64 : 861-865.

VEIJALAINEN, H., A. REINIKAINEN et K.K. KOLARI, 1984. *Nutritional growth disturbances of forest trees in Finland*. Folia for. 601 : 1-41.

VEILLEUX, J.M., 1972. *Standards d'évaluation des résultats d'analyse foliaire par espèce*. Rapport non publié. Min. des Terres et Forêts du Québec, Service de la recherche. 3 p.

VIDAKOVIĆ, M., 1991. *Conifers morphology and variation*. Editor Boro Brekalo, Yugoslavia, Zagreb. 754 p.

WHITE, J.B. et H.H. KRAUSE, 2001. *Short-term boron deficiency in a black spruce (*Picea mariana *[Mill.] B.S.P.) plantation*. For. Ecol. Manage. 152 : 323-330.

WILL, G., 1985. *Nutrient deficiencies and fertiliser use in New Zealand exotic forests*. Forest Research Institute, New Zealand Forest Service Private Bag, Rotorua, New Zealand FRI Bulletin No. 97. 53 p.

WILL, G.M., 1986. *Field guide to nutrients deficiencies in radiata pine*. For. Res. Institute, New Zealand For. Serv., Bull. No. 97 Supplement. 14 p

WOOD, J.R. et D.A.I. GORING, 1971. *The distribution of lignin in stem wood and branch wood of Douglas fir*. Pulp Pap. Mag. Can. 72 : 61-68.

		0.311
	0.029	0.008
0.138	0.123	0.044
0.020	0.061	0.014
0.022	0.052	0.012
0.027	0.041	0.014
0.116	0.111	0.034
0.032	0.042	0.012
0.014	0.026	0.010
0.018	0.024	0.009

Direction de la recherche forestière

Forêt Québec
2700, rue Einstein
Sainte-Foy (Québec) G1P 3W8

Téléphone : 418.643.7994
Télécopieur : 418.643.2165

Site Web : http://www.mrnfp.gouv.qc.ca/forets/connaissances/recherche

Courriel : recherche.forestiere.publications@mrnfp.gouv.qc.ca

En couverture 1 - Lac du Cordon près de Saint-Jovite
- Érablière à Tilleul et Hêtre, Forêt de Gatineau
Photographies, Zoran Majcen
- Pédon lac Laflamme

En couverture 4 - Forêt résineuse
- Ordinateur de terrain pour l'enregistrement de mesures

Le ministère des Ressources naturelles de l'époque a sélectionné les provenances de pin sylvestre les mieux adaptées et les plus productives pour différentes régions écologiques du Québec. L'étude des symptômes visuels et microscopiques de carence en bore sur cette espèce en plantation, menée par la Direction de la recherche forestière, procure des informations essentielles sur ses exigences nutritives. Une carence en bore cause des désordres physiologiques importants lesquels engendrent une perte de croissance et une mauvaise forme de l'arbre. Les résultats qui découlent de ces recherches permettront d'améliorer la qualité de la tige et la croissance de cette espèce.

Ressources naturelles, Faune et Parcs
Québec

ISBN 2-550-42048-9
F.D.C. 237(047.3)(714)
L.C. SD397.P614
2004-3012

© Gouvernement du Québec
On peut citer tout ou partie de ce texte en indiquant la référence